Зоогеографический анализ мировой фауны скорпионов (Arachnida Scorpiones).

Zoogeographical analysis of the world scorpion fauna (Arachnida Scorpiones).

А.Б.Ненилин, В.Я.Фет[*].

A.B.Nenilin, V.Ya.Fet[*].

[*]Loyola University, 6363 St. Charles Av., New Orleans LA 70118 USA.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: зоогеографический анализ, мировая фауна, скорпионы, расселение на островах, экологическая эволюция.

KEY WORDS: zoogeographical analysis, world fauna, scorpions, island distribution, ecological evolution.

[*]РЕЗЮМЕ: На основании каталога всех известных таксонов отряда скорпионов составлена схема зоогеографического районирования суши. Выделено 7 регионов: Сонорский, Амазонско-Антильский, Южнобразильско-Патагонский, Афротропический, Сахаро-Гобийский, Индо-Малайский и Австралийский, которые подразделяются на субрегионы и районы. Фауны Старого и Нового Света близки лишь на уровне семейств. В различных частях ареала отряда наблюдается викариат на уровне семейств. Предполагается, что современный ареал отряда - следствие редукции ранее более обширного ареала. Он оформился в палеогене с последующими модификациями. Возраст тропической скорпиофауны, по всей видимости, не старше неогенового. Обсуждаются проблемы экологической эволюции скорпионов.

ABSTRACT: A system of terrestrial zoogeographical regions is suggested on the basis of the catalogue of all the known taxa of the order Scorpiones. Seven zoogeographical regions are established: Sonoran, Amazonio-Antillean, South Brazilio-Patagonian, Afrotropical, Saharo-Gobian, Indo-Malayan, and Australian, which are divided into subregions and districts. The Old and New World faunas are related at the family level only. The vicariance at the family level is observed in different areas. It is supposed that recent area of scorpions resulted

* **От редакции.** Настоящая статья написана в 1985-1986 гг. Первоначально она была подготовлена для публикации в сборнике трудов Зоологического института АН СССР (под редакцией О.Л.Крыжановского), который так и не был собран. В 1986 году один из авторов, Андрей Борисович Ненилин трагически погиб. После отъезда второго автора в США статья не дорабатывалась. Тем не менее она представляет значительную научную ценность как обзорная работа по мировой фауне скорпионов. Архив и картотека В.Я.Фета в настоящее время хранятся в Зоологическом музее МГУ отдел зоологии беспозвоночных). Позднее статья была передана для публикации во втором московском арахнологическом сборнике (под редакцией А.Б.Ланге и К.Г.Михайлова), издание которого не состоялось из-за финансовых затруднений. Ряд статей этого сборника будет опубликован в нашем журнале.

from the reduction of formerly more wide distribution range, and formed in Palaeogene with subsequent modifications. The age of tropical scorpiofauna is probably no older than Neogenic. Problems of ecological evolution of scorpions are discussed.

Brief English version

Distribution of the Scorpiones is analyzed on the basis of catalogue of known taxa of the order. The world scorpion fauna consists of 8 families, 21 subfamily (without those of Buthidae), 121 genus and 981-995 species inhabiting tropical-subtropical and moderate-warm regions of all continents. The main barriers for scorpion dispersal are water bodies and mountains with nival zones. The number of genera is higher in the Old World, while the number of species is higher in the New World. The New and Old World faunas are related at the family level only, whereas the number of common species is negligible. In the Southern Hemisphere, but not in the Northern, the temperate/subtropical scorpion faunas are more diverse than tropical ones. Vicariance at the family level takes place in different parts of areas. The most important centers of diversity and endemism are Californian, Central Mexican, Antillean, Venezuelian, Central Chilean, South African, and Saharo-Sindian. No pronounced endemism occurs in the Old World tropical fauna.

Seven zoogeographical regions are established: Sonoran (includes 2 subregions, 6 districts), Amazonio-Antillean (2 subregions, 11 districts), South Brazilio-Patagonian (2 subregions, 6 districts), Afrotropical (3 subregions, 7 districts), Saharo-Gobian (3 subregions, 11 districts), Indo-Malayan (2 subregions, 4 districts), and Australian (2 districts). Regional and subregional scorpion faunas are more differentiated than those of districts. Chaerilidae is a single regional endemic family (Indo-Malayan). The families Buthidae and Scorpionidae are distributed in almost all regions. Bothriuridae is presented in Amazonio-Antillean, South Brazilio-Patagonian, Afrotropical, and Australian regions, Chactidae and Iuridae - in Saharo-Gobian region and the New World regions, Diplocentridae in Sonoran, Amazonio-Antillean, and Saharo-Gobian regions, Vaejovidae in Sonoran, Saharo-Gobian, and Indo-Malayan regions. Buthidae and Scorpionidae predominate by the number of subordinated taxa in the Old World, other families in the New World.

It is supposed that recent distribution areas of scorpion families resulted from the reduction of formerly more wide distribution ranges because the primitive forms became extinct and substituted by more advanced ones. Modern family distributions seems to be generally formed in Palaeogene, but undergone subsequent Neogene-Anthropogenic modifications. The present scorpion distribution ranges appear not to be connected with the continental drift, but depends on the landscape-climatical circumstances. The age of tropical scorpion fauna is probably no older than Neogenic. The human colonisation of islands is carried out through the water barriers by the representatives of the progressive humid scorpion groups. The family Buthidae in spite of its antiquity is the most flourishing in the recent fauna. The most primitive scorpion fauna inhabits the uppermost layer of soil. The formation of the recent arid and humid complexes has gone during the Tertiary times. The arid complex derives from the humid one; ecological equivalents are formed in the different parts of scorpion distribution range separately from each other, on the different taxonomical bases. The youngest ecological groups are psammophils and tropical arboricoles. Widely distributed taxa are dispersed under the anthropogene factors.They can force out the restricted local forms from the territories where human have destroyed natural habitats.

Введение

Скорпионы - древнейший отряд наземных хелицеровых. Первые его находки относятся к среднему силуру; в современной фауне - 8 семейств. Распределение скорпионов по земному шару отличается рядом особенностей, которые мы, согласно новейшим данным, попытались проанализировать, составив схему районирования суши на основе изучения ареалов всех таксонов скорпионов.

Обзоры по общей географии скорпионов публиковались лишь в начале века [Kraepelin, 1905; Бялыницкий-Бируля, 1917а,б]. С тех пор количество описанных

таксонов сильно увеличилось, изменились многие таксономические критерии. Для анализа географического распределения нами составлен каталог всех видов отряда с указанием их ареалов. Каталог составлялся исключительно по литературным данным; в него включены все таксоны скорпионов, описанные и ревизованные до 1984 г. и частично более поздние. Подобная работа проведена впервые; в мировой литературе имеются полные каталоги только для Эфиопской (=Афротропической) [Lamoral, Reynders, 1975] и Австралийской [Koch, 1977] областей.

Рост наших знаний об объеме отряда можно проиллюстрировать следующими цифрами: А.А.Бялыницкий-Бируля [1917a] приводит 6 семейств, 85 родов и 592 вида; Г.Штанке [Stahnke, 1974] - 6 семейств, 128 родов и 1436 видов; О.Франке [Francke, 1982b] - 8 семейств, 115 родов и около 1200 видов. Согласно нашему каталогу, современная фауна скорпионов насчитывает 8 семейств, 21 подсемейство (без учета Buthidae), 121 род и 981 вид (с учетом неясных видов - 995). Некоторое расхождение с данными указанных авторов объясняется тем, что в последние годы многие виды при ревизиях "уходят" в синонимы или рассматриваются в качестве подвидовых форм.

Авторы глубоко признательны за постоянную поддержку, обмен информацией и помощь в данной работе, которую оказывали: Ю.С.Балашов, О.Л.Крыжановский, В.И.Овчаренко, Я.И.Старобогатов (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), С.И.Головач (Институт эволюционной морфологии и экологии животных РАН, Москва), К.Ю.Еськов (Палеонтологический институт РАН, Москва), К.Г.Михайлов (Зоологический музей МГУ, Москва), а также зарубежные специалисты - д-р Л.Кох (L.E.Koch - Перт, Австралия), проф.М.Гонсалес-Спонга (M.A.Gonzalez-Sponga - Каракас, Венесуэла), д-р Г.Леви (G.Levy - Иерусалим, Израиль), д-р А.Боначина (A.Bonacina - Бергамо, Италия), проф. А.Диас-Нахера (A.Diaz-Najera - Мехико, Мексика), д-р Г.Кузейн (H.W.C.Couzijn - Лейден, Нидерланды), д-р Г.Полис (G.A.Polis - Нэшвилл, США), д-р У.Д.Сиссом (W.D.Sissom - Илон, США), д-р О.Франке (O.F.Francke - Лаббок, США), проф.М.Вашон (M.Vachon - Париж, Франция), д-р В.Лоуренсо (W.R.Lourenco - Париж, Франция), проф.Р.Кинцельбах (R.Kinzelbach - Дармштадт, ФРГ), проф.Й.Мартенс (J.Martens - Майнц, ФРГ), д-р Т.К.Чекалович (T.K.Cekalovic - Консепсьон, Чили), М.Браунвальдер (M.E.Braunwalder - Цюрих, Швейцария), проф.Б.Чурчич (B.P.M.Curcic - Белград, Югославия) и д-р Б.Ламораль (B.H.Lamoral - Питермарицбург, ЮАР).

Замечания о таксономии скорпионов

Современные скорпионы подразделяются на 8 семейств: Bothriuridae, Buthidae, Chactidae, Chaerilidae, Diplocentridae, Iuridae, Scorpionidae и Vaejovidae. Семейство Iuridae восстановлено недавно [Francke, Soleglad, 1981] и включает роды, ранее включавшиеся в Chactidae и Vaejovidae. Близость двух последних семейств неоднократно отмечалась, но их ревизия еще не проведена. Из семейства Scorpionidae иногда выделяют, в ранге семейства, подсемейство Ischnurinae, но ревизия их на современном уровне еще не проведена.

Систематика скорпионов на уровне между семейством и родом практически не разработана, деление на подсемейства во многом провизорно; особенно выражены трудности деления на подсемейства в семействе Buthidae, несмотря на то, что объем родов в этом семействе очень хорошо ограничен.

Род у скорпионов, как правило, является надежной таксономической единицей. При установлении родов основным затруднением становится отсутствие новых ревизий, так как критерии "старых" авторов (окраска, морфоскульптура покровов) часто непригодны. Большое таксономическое значение имеет трихоботриотаксия, т.е. характер расположения и число трихоботрий (чувствительных щетинок) на педипальпах. Эта система признаков подробно исследована и введена в употребление М.Вашоном [Vachon, 1974]. Трихоботриотаксические признаки, как правило, родоспецифичны. Следует упомянуть характерное, особенно для бутид Старого Света, обилие моно- и олиготипических родов скорпионов. Большим числом видов (несколько десятков) представлены в мировой фауне лишь немногие роды: *Centruroides, Opisthophthalmus, Tityus, Vaejovis.*

Неясным является вопрос о выделении подвидов у скорпионов, так как географиче-

ская изменчивость видов в ареале почти не изучалась.

В связи со сказанным мы использовали для зоогеографического анализа наиболее четко ограниченные категории: семейство, подсемейство (за исключением Buthidae), род и вид.

Пределы распространения скорпионов. Возможности к расселению

Скорпионы широко распространены в тропико-субтропических и умеренно теплых областях всех материков. Все скорпионы без исключения - скрытоживущие наземные хищники. Ареал отряда занимает полностью Африку, Австралию, Центральную и Южную Америку (включая Огненную Землю). Северная граница распространения отряда в Америке идет по восточным рубежам Великих равнин от канадских провинций Альберта и Британская Колумбия до штатов США Северная и Южная Дакота, Небраска, Канзас; далее через Миссури, Кентукки и Вирджинию вплоть до побережья Атлантики. В Евразии северная граница ареала проходит через Португалию, Испанию, юг Франции, юг Центральной Европы и европейской части СССР, Астраханскую, Уральскую и Оренбургскую области, Арало-Иртышский водораздел, Джунгарию, западную, центральную и юго-восточную Монголию, Маньчжурию и Корею. В Японии (кроме о-вов Рюкю) автохтонные виды скорпионов отсутствуют.

Главными барьерами в расселении скорпионов являются водные преграды и горные хребты с нивальной зоной (наиболее высоко в горы поднимаются немногие виды: в Андах скорпионы найдены на 4500м, в Гималаях - на 4300м). Способность к активному расселению у скорпионов очень низкая, что связано с их скрытным образом жизни, отсутствием миграций и средств для расселения. Как правило, низкий эндемизм островных фаун свидетельствует о сравнительно недавнем заселении скорпионами многих островов, что связано, по-видимому, с развитием судоходства. Склонность многих видов к синантропному образу жизни подтверждает то, что главным фактором в расселении скорпионов является антропогенный: многие виды интродуцированы сейчас вдали от первичных ареалов. Так, например, вид ориентального происхождения *Isometrus maculatus* распространился во все тропики и часть субтропиков Азии, Африки и Америки.

Общие замечания о распространении скорпионов

При анализе распространения скорпионов бросается в глаза явное замещение (викариат) одних семейств другими. Ареал семейства Buthidae - это ареал отряда без востока и северо-запада США, Патагонии и Тасмании. Семейство Scorpionidae занимает в Старом Свете ареал отряда без Европы, Средней и Центральной Азии; в Новом Свете скорпиониды распространены на севере Южной Америки и в Гватемале. Близкое к скорпионидам семейство Diplocentridae имеет следующий ареал: юг штата Колорадо (США), восток и юг Мексики, Центральная Америка, север Колумбии и Венесуэлы, красноморское и индоокеанское побережья Аравийского полуострова. Так же разорван ареал и у семейства Iuridae: запад США и юго-запад Канады (на восток до Скалистых гор), полуостров Калифорния, юго-запад Мексики, Анды от Эквадора до района Вальдивии в Чили, Галапагосские о-ва, и - Греция, Крит и Малая Азия вплоть до Армянского нагорья включительно. Ареал семейства Vaejovidae занимает Канаду, США, Мексику, а также (подсемейство Scorpiopsinae), Южную и Юго-Восточную Азию. Семейство Bothriuridae распространено в Южной Америке (южнее Амазонки), Намибии, Австралии и Тасмании. Наконец, семейство Chaerilidae обитает только в Южной и Юго-Восточной Азии.

Соотношение богатства и эндемизма фаун в пределах ареала отряда крайне неравномерно (табл.1). При практически равном числе надродовых таксонов Старого и Нового Света, родов больше в Старом Свете (за счет бутид), но видов больше в Новом Свете. По числу таксонов (в том числе эндемичных) фауны Северной и Южной Америки примерно равноценны. В Старом Свете родовых и надродовых таксонов больше в Азии, нежели в Африке, однако фауна последней богаче в видовом отношении. Фауны скорпионов Старого и Нового Света сходны лишь на уровне семейств: число общих родов и видов ничтожно; они относятся в основном к интроду-

Таблица 1.

Число таксонов скорпионов в Новом и Старом Свете, на материках и некоторых регионах (в скобках указано число эндемичных таксонов).

Table 1.

Number of scorpion taxa in the New and Old Worlds, some continents and regions (number of endemics indicated in brackets).

Название региона Region	Семейства Families	Подсемейства Subfamilies	Роды Genera	Виды Species
Новый Свет	7(0)	12(9)	54(51)	520-523 (518-519)
Старый Свет	8(1)	12(9)	69(66)	461-474 (460-473)
Северная Америка	6(0)	9(4)	30(22)	251 (240)
Южная Америка	6(0)	8(2)	31(24)	281-282 (271-272)
Евразия	7(1)	8(2)	45(25)	185-195 (164-176)
в том числе:				
Европа	3(0)	2(0)	5(1)	11 (2)
Азия	7(1)	8(1)	44(22)	180-191 (158-169)
Африка	5(0)	7(2)	39(20)	281-282 (262-263)
Австралия	3(0)	3(1)	6(3)	30 (26)
Центральная Америка	4(0)	4(0)	15(5)	83 (71)
Филипинские и Зондские о-ва	4(0)	3(0)	6(1)	22 (13)
Мадагаскар, Сейшельские и Маскаренские о-ва	2(0)	2(1)	9(4)	16 (15)
Новая Гвинея и Океания	2(0)	1(0)	3(0)	7 (2)

цированным формам. Наиболее оригинальны и богаты фауны Северной Америки, Южной Америки и Африки. Фауна Австралии небогата, но оригинальна. Фауны Европы, Мадагаскара, Зондского архипелага и Филиппин, Новой Гвинеи и Океании чрезвычайно бедны и малооригинальны в сравнении с фауной Центральной Америки и Вест-Индии, заселяющей примерно равноценную площадь.

В зависимости от географической широты (табл.2) наблюдается увеличение числа таксонов скорпионов от полюса к экватору. Резкое увеличение числа таксонов происходит на границе умеренной и субтропической зон, что отвечает экологическому оптимуму скорпионов. Фауна Северного полушария явно богаче фауны Южного. В Южном полушарии фауна умеренно-субтропической зоны богаче фауны тропиков (чего не наблюдается в Северном полушарии).

Бросается в глаза, что для крупнейшего семейства скорпионов - Buthidae - число родов Нового Света примерно в четыре раза меньше числа родов Старого Света (9 и 40 родов соответственно), при достаточно большом числе видов (180 и 234 - 235 соответственно). Это может говорить о разных направлениях эволюции группы: в Новом Свете шла, видимо, быстрая внутриродовая (например, у рода *Tityus*) эволюция, а в Старом Свете - образование большого числа монотипических родов; при этом в первом случае роды явно гумидные, а во втором - аридные. Наконец, предварительное рассмотрение ареалов родов и видов выявляет важнейшие центры многообразия и эндемизма скорпионов: калифорнийский, центрально-мексиканский, антильский, венесуэльский, центрально-чилийский, южноафриканский и сахаро-синдский. Мощные очаги эндемизма в тропиках Старого Света отсутствуют.

Принципы и методы зоогеографического анализа

Основой для районирования послужил анализ ареалов всех таксонов. Для таксонов рангом рода и выше были установлены, на-

Таблица 2.

Число таксонов скорпионов, обитающих на разной географической широте (в скобках указано число эндемичных таксонов).

Table 2.

Number of scorpion taxa inhabiting different latitudinal sectors (number of endemics indicated in brackets).

Географическая широта Latitude	Семейства Families	Подсемейства Subfamilies	Роды Genera	Виды Species
60 - 40° с.ш.	4(0)	5(0)	15(2)	22(3)
40 - 20° с.ш.	7(0)	14(0)	60(8)	300(231)
20 - 0° с.ш.	7(0)	12(0)	66(19)	395(282)
0 - 20° с.ш.	7(0)	10(0)	39(3)	233(105)
20 - 40° с.ш.	4(0)	9(2)	37(9)	247(165)
40 - 60° с.ш.	1(0)	2(0)	6(0)	11(4)

сколько это было возможно, центр (или центры) многообразия. Специальному изучению были подвергнуты дизъюнктивные и узколокальные (в том числе островные) ареалы. По мере возможности привлекались данные об экологической приуроченности отдельных таксонов.

Предлагаемое районирование является оригинальным, так как главным принципом его было абстрагирование от всех имеющихся схем районирования суши, основанных на распределении других групп животных, а также и от ранее существовавших, глобальных либо региональных, схем распределения скорпионов. Таким образом, мы не можем не подойти к существенным и специфическим для географии скорпионов выводам.

Районирование осуществлялось следующим образом:

а) путем наложения ареалов семейств определены участки несовпадения; эти участки первоначально были представлены в качестве выделов низшей категории;

б) значимость каждого выдела оценивалась путем изучения ареалов подсемейств, родов и видов, а также путем рассмотрения соответствующих центров многообразия; полученные таким путем выделы разных категорий объединялись с дополнительными выделами, которые первоначально характеризовались лишь отсутствием таксонов какого-либо семейства;

в) для последующих построений была принята иерархическая система выделов (от низшего к высшему): район - субрегион - регион; данная система специфична для районирования фауны скорпионов, однако она коррелирует с общепринятой в зоогеографии иерархией: провинция - подобласть - область;

г) группирование районов в субрегионы и субрегионов в регионы производилось путем анализа ареалов семейств, с одной стороны, и ареалов родов и видов - с другой;

д) границы выделов очерчивались по физико-географическим районам. Мы отдавали себе отчет в относительности границ выделов, поэтому стремились выделить все возможные переходные зоны. Принадлежность переходной зоны к тому или иному выделу определялась по преобладанию таксонов скорпионов.

Мы далеки от мысли смешивать зоогеографический и экологический подходы, однако районирование проведено на основе рецентных ареалов, а современное распространение многих родов и видов скорпионов явно зависит от экологических факторов. Поэтому мы стремились привлечь для объяснения закономерностей распространения экологические данные (к сожалению, экология скорпионов изучена пока еще очень слабо). Это позволило подойти к некоторым выводам, связанным с экологической эволюцией скорпионов.

Бедность палеонтологических остатков (особенно кайнозойских) не позволяет представить истинный процесс фауногенеза скорпионов. Поэтому мы старались избегать спекулятивных суждений о дизъюнкциях ареалов в связи с дрейфом континентов или теориями "мостов", лишь в отдельных случаях прибегая к косвенным свидетельствам, связанным с морфологией, физиологией, экологическими адаптациями скорпионов и антропогенным фактором их расселения.

Характеристика выделов

На основании анализа распространения скорпионов выделено семь регионов: Сонорский, Амазонско-Антильский, Южнобразильско-Патагонский, Афротропический, Сахаро-Гобийский, Индо-Малайский и Австралийский (рис.1). Каждый регион подразделяется на субрегионы, а последние, в свою очередь, на районы.

Сонорский регион

Северная граница региона проходит от тихоокеанского побережья Северной Америки по бассейну р.Фрейзер до Великих равнин, по востоку которых опускается на юг до плато Озарк, далее следует по равнинам р.Миссисипи, после пересечения которой, обходя с севера плато Камберленд и горы Блу-Ридж, достигает атлантического побережья в районе Чесапикского залива. Регион занимает юг Северной Америки (за исключением полуострова Флорида) до перешейка Теуантепек и острова у побережья Калифорнии.

Фауна региона включает 5 семейств, 7(3)* подсемейств (из них 2 подсемейства общие с Амазонско-Антильским регионом, одно - с Амазонско-Антильским и Сахаро-Гобийским регионами и одно - с Амазонско-Антильским и Южнобразильско-Патагонским регионами), 18(15) родов (из них 2 - общие с Амазонско-Антильским и один - с Амазонско-Антильским и Южнобразильско-Патагонским регионами), 166(163) видов, из них два - общие с Амазонско-Антильским и один - с Амазонско-Антильским и Южнобразильско-Патагонским регионами. Регион является центром многообразия (далее - ЦМ) семейства Vaejovidae (3 эндемичных подсемейства с 9 родами 110 видами) и единственным регионом, где оно представлено в Новом Свете. В состав фауны региона входят также семейства: Buthidae (род *Centruroides*) с 20(17) видами), Chactidae (эндемичные роды *Alacran, Megacormus, Superstitionia, Typhlochactas* и *Troglocormus*, а также род *Plesiochactas*, представленный одним эндемичным видом), Diplocentridae (один род *Diplocentrus* с 16 эндемичными видами), Iuridae (один эндемичный род - *Hadrurus*).

Разделяется на два субрегиона - Колорадский и Мадреанский, граница между которыми проходит от Калифорнийского залива (устье р.Яки) через север западной Сьерра-Мадре, в обход с севера Льяно-Эстакадо и плато Эдуардс и далее по р.Рио-Гранде до ее впадения в Мексиканский залив.

Колорадский субрегион. 5(0) семейств, 6(2) подсемейств, 13 родов (7 эндемичных, 1 субэндемичный), 110(103) видов. Преобладают аридные формы. ЦМ семейства Vaejovidae, включающего эндемичные подсемейства Anuroctoninae (род *Anuroctonus*** с 1 видом) и Syntropinae (монотипические роды *Syntropis* и *Vaejovoidus*), субэндемичное подсемейство Vaejovinae (эндемичные роды *Nullibrotheas* с 1 видом и *Paravaejovis* с 1 видом, субэндемичные роды *Paruroctonus* с 23(21) видами и *Vaejovis* с 62(59) видами). Фауна субрегиона составлена также следующими семействами: Buthidae (род *Centruroides* с 5(4) видами); Chactidae (эндемичный род *Superstitionia* с 1 видом); Diplocentridae (род *Diplocentrus* с 5 эндемичными видами); Iuridae (род *Hadrurus* с 6 эндемичными видами).

Субрегион разделяется на 4 района: Западный, Восточный, Нижнекалифорнийский и Пустынный переходный. Границей между Западным и Восточным районами являются Скалистые горы, между Западным и Нижнекалифорнийским - пустыни Мохаве и Хила (хребет Сан-Гейбриел), между Западным и Пустынным переходным - р.Хила.

Нижнекалифорнийский район включает также Калифорнийский архипелаг; является центром многообразия скорпионов Колорадского субрегиона, ЦМ, эндемизма и, вероятно, центром радиации североамериканских Vaejovidae. Фауна состоит из 5(0) семейств, 6(1) подсемейств, 12(4) родов и 87(63) видов скорпионов. Западный район - второй по богатству фауны скорпионов район субрегиона: 4 семейства, 4 подсемейства, 6(0) родов, 36(11) видов; Diplocentridae отсутствуют. Эн-

---

* Здесь и далее в скобках указано число таксонов, эндемичных для данного выдела.

** Положение рода неясно (O.Francke, личное сообщение); мы провизорно предлагаем таксон Anuroctoninae subfam.nov., который при ревизии может быть понижен до ранга трибы.



Рис.1. Зоогеографическое районирование суши на основе распространения скорпионов. Цифрами и буквами обозначены: I. Сонорский регион. 1.Колорадский субрегион: а) Нижнекалифорнийский район, б) Западный район, в) Восточный район, г) Пустынный переходный район. 2.Мадреанский субрегион: а) Северный район, б) Южный район. II. Амазонско-Антильский регион. 1. Антильский субрегион: а) Флоридский район, б) Кубинский район, в) Гаитянский район, г) Малоантильский район, д) Центрально-американский район, е) Юкатаский переходный район. 2. Амазонский субрегион: а) Амазонский район, б) Гвианский район, в) Магдаленский район, г) Меридский район, д) Каатингасский переходный район. III. Южнобразильско-Патагонский регион. 1. Южнобразильско-Патагонский субрегион: а) Южнобразильский район, б) Западнокордильерский район, в) Уругвайский район, г) Вентанский район, д) Чико-Патагонский район. 2. Центрально-Чилийский субрегион. IV. Афротропический регион 1. Карту-Намибский субрегион: а) Карский район, б) Намибский район, в) Матабелесский переходный район. 2. Мадагаскарский субрегион: а) Мадагаскарский район, б) Маскаренско-Сейшельский район. 3. Конголезский субрегион: а) Западный район, б) Восточный район. V. Сахаро-Гобийский регион. 1. Сахаро-Гобийский субрегион: а) Сахарский район, б) Нубийский переходный район, в) Аравийский район, г) Загросско-Синдский район, д) Турано-Гобийский район. 2. Средиземноморский субрегион: а) Пиренейско-Балканский район, б) Пелопоннеско-Малоазиатский район, в) Атласско-Ливийский переходный район, г) Египетско-Палестинский переходный район. 3. Эфиопско-Южноаравийский субрегион: а) Эфиопский район, б) Южноаравийский район. VI. Индо-Малайский регион. 1. Индостанский субрегион: а) Индостанский район, б) Цейлонский район. 2. Гималайско-Зондский субрегион: а) Гималайско-Малакксвий район, б) Зондско-Филиппинский район. VII. Австралийский регион: а) Папуасский переходный район, б) Австралийский район.

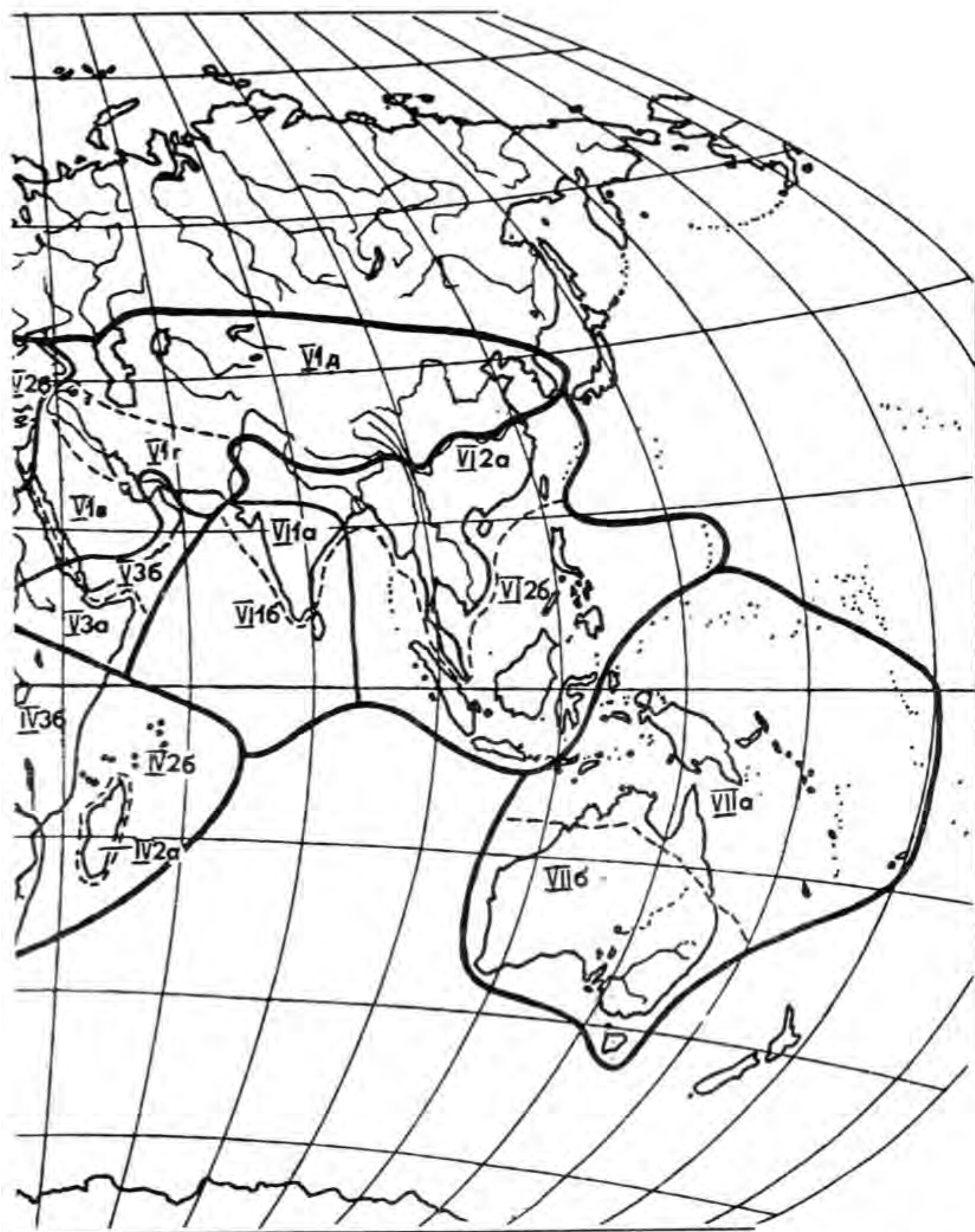


Fig.1. Zoogeographical regions of the world as based on the distribution of scorpions. I. Sonoran region. 1. Colorado subregion: a) Lower Californian district, б) Western district, в) Eastern district, г) Desert intermedial district. 2. Madrean subregion: a) Northern district, б) Southern district. II. Amazonio-Antillean region. 1. Antillean subregion: a) Floridan district, б) Cuban district, в) Haitian district, г) Lesser Antillean district, д) Central American district, e) Yukatanian district. 2. Amazonian subregion: a) Amazonian district, б) Guyanan district, в) Magdalenan district, г) Meridan district, д) Kaatingaan intermedial district. III. South Brazilio-Patagonian region. 1. South Brazilio-Patagonian subregion: a) South Brazilian district, б) West Cordilleran district, в) Uruguayan district, г) Wentanan district, д) Chaco-Patagonian district. 2. Central Chilean subregion. IV. Afrotropical region. 1. Karru-Namibian subregion: a) Cape district, б) Namibian district, в) Matabelean intermedial district. 2. Madagascarian subregion: a) Madagascarian district, б) Mascarene-Seychellean district. 3. Congolese subregion: a) Western district, б) Eastern district. V. Saharo-Gobian region. 1. Saharo-Gobian subregion: a) Saharan district, б) Nubian intermedial district, в) Arabian district, г) Zagros-Sindian district, д) Turano-Gobian district. 2. Mediterranean subregion: a) Pyrenee-Balkan district, б) Peloponneso-Minoroasian district, в) Atlas-Libyan district, г) Egypt-Palestinean intermedial district. 3. Ethiopio-South Arabian subregion: a) Ethiopian district, б) South Arabian district. VI. Indo-Malayan region. 1. Hindostanian subregion: a) Hindostanian district, б) Ceylonian district. 2. Himalaya-Sundan subregion: a) Himalaya-Malaccan district, б) Sunda-Philipinean district. VII. Australian region: a) Papuan intermedial district, б) Australian district.

демичные виды сосредоточены на юге района; фауна явно производная от нижнекалифорнийской. Восточный район. Фауна скорпионов чрезвычайно обеднена и содержит, в основном, широкораспространенные виды нижнекалифорнийского центра: 2 семейства, 2 подсемейства, 4(0) рода, 5(2) видов; отсутствуют семейства Chactidae, Diplocentridae и Iuridae. Пустынный переходный район. Фауна обеднена, имеет переходный облик (для семейств Chactidae и Diplocentridae) между Колорадским и Мадреанским субрегионами, с преобладанием колорадских видов. 4 семейства, 4 подсемейства, 6(0) родов, 15(5) видов, из которых 4 общие с Нижнекалифорнийским и Западным регионами, 3 - с Западным районом и Мадреанским субрегионом, по одному - с Нижнекалифорнийским, Западным районами и Мадреанским субрегионом. Семейство Iuridae отсутствует.

Мадреанский субрегион. 5 семейств, 5 подсемейств (1 субэндемичное), 11(5) родов, 62(56) вида. Число видов почти вдвое меньше, чем в колорадском субрегионе, однако число надвидовых таксонов и процент видового эндемизма примерно такие же. Фауна Vaejovidae относительно бедна. Явно оригинальны Chactidae. Много пещерных форм. Фауну составляют семейства: Buthidae (род *Centruroides* с 16(12) видами); Chactidae (субэндемичное подсемейство Megacorminae с эндемичными родами *Megacormus* (3 вида) и *Troglocormus* (2 вида) и родом *Plesiochactas* (1 эндемичный вид); эндемичные роды *Alacran* (1) и *Typhlochactas* (4)); Diplocentridae (род *Diplocentrus* с 11 эндемичными видами); Iuridae (род *Hadrurus* с 2 эндемичными видами); Vaejovidae (эндемичный род *Pseudouroctonus* с 1 видом, роды *Paruroctonus* с 3(1) видами и *Vaejovis* с 18 эндемичными видами).

Разделяется на два района: Северный и Южный, границей между которыми служат реки Рио-Гранде-де-Сантьяго и Санта-Мария. К Южному району относятся также о-ва Лос-Трес-Мариас. Основу фауны Северного района составляют Vaejovidae, Южного - Chactidae и Diplocentridae. Северный район населяют 4 семейства, 3 подсемейства, 8(2) родов и 35(18) видов; Iuridae отсутствуют. Южный район - ЦМ фауны скорпионов субрегиона: 5 семейств, 4 подсемейства, 8(1) родов, 39(24) видов.

Амазонско-Антильский регион

Занимает п-ов Флориду, всю Центральную Америку, Вест-Индию, север Южной Америки до перуанской Западной Кордильеры и Бразильского плоскогорья, о-ва Галапагосские и Кокос.

Фауна скорпионов региона включает 6 семейств, 8 подсемейств, (2 общих с Сонорским, 1 - с Сонорским и Сахаро-Гобийским, 1 - с Сонорским и Южнобразильско-Патагонским, 3 - с Южнобразильско-Патагонским и Афротропическим регионами), 27 родов (17 эндемичных, 1 общий с Сонорским и Южнобразильско-Патагонским регионами, 7 - с Южнобразильско-Патагонским, по 1 - с Сонорским и Сахаро-Гобийским, 1 - с Южнобразильско-Патагонским и Афротропическим регионами), 248 видов (240 эндемичных, 2 общих с Сонорским, 6 - с Южнобразильско-Патагонским и 1 - с Южнобразильско-Патагонским и Сонорским регионами). ЦМ семейств Chactidae и Diplocentridae и ЦМ Buthidae Нового Света.

В состав фауны региона входят семейства: Chactidae (эндемичные роды: *Auyantepuia, Broteas, Broteochactas, Chactopsis, Hadrurochactas, Taurepania, Vachoniochactas, Troglotayosicus*, субэндемичные роды: *Chactas* с 17(16) видами, *Teuthraustes* с 16(14) видами и род *Plesiochactas* с 1 эндемичным видом); Diplocentridae (эндемичные роды: *Cazierius, Didymocentrus, Oiec1us, Tarsoporosus*, а также роды: *Diplocentrus* с 5(5) видами и американо-аравийский *Heteronebo* с 10(10) видами); Buthidae (эндемичные роды: *Alayotityus, Darchenia, Mesotityus, Microtityus, Rhopalurus*, роды *Centruroides* - 31(28) вид и *Tityus* - 66(64) видов); Bothriuridae (роды *Bothriurus* - 2 эндемичных вида и *Brachistosternus* - 1 эндемичный вид); Iuridae (род *Hadruroides* - 2 эндемичных вида); Scorpionidae (афро-американский род *Opisthacanthus* - 3 эндемичных вида).

Разделяется на два субрегиона - Антильский и Амазонский. Антильский субрегион занимает п-ов Флориду, Вест-Индию (без Тринидада и Тобаго), Центральную Америку между Теуантепекским и Панамским перешейками и о.Кокос. Север Южной Америки и о-ва Тринидад, Тобаго и Галапагосские относятся к Амазонскому субрегиону.

Антильский субрегион - 4 семейства, 3 подсемейства, 13(5) родов, 83(75) вида. ЦМ

семейства Diplocentridae. Основу фауны составляют Diplocentridae и Buthidae; Bothriuridae и Iuridae отсутствуют. В состав фауны входят семейства Buthidae (эндемичные роды *Alayotityus* и *Darchenia*; роды *Microtityus* - 4(4) вида, *Rhopalurus* - 3(3) вида, *Centruroides* - 30(25) видов, *Tityus* - 9(8) видов); Chactidae (род *Plesiochactas* с 1 эндемичным видом); Diplocentridae (эндемичные роды *Cazierius* - 3(3) вида, *Didymocentrus* - 8(8) видов, *Oieclus*); роды *Diplocentrus* - 6(5) видов и *Heteronebo* - 10(10) видов); Scorpionidae (род *Opisthacanthus* - 2(1) вида).

Разделяется на 6 районов: Флоридский, Кубинский, Гаитянский, Малоантильский, Центральноамериканский и Юкатанский переходный. ЦМ фауны скорпионов сосредоточены в Кубинском и Юкатанском переходном районах. Эти же районы характеризуются наличием довольно большого числа пещерных форм.

Флоридский район занимает п-ов Флориду и о-ва: Багамские, Кайкос, Теркс, Флорида-Кис, Маркесас-Кис и Драй-Тортугас. Фауна его обеднена и представлена только видами семейства Buthidae из двух родов: *Centruroides* - 3(2) вида и *Tityus* (*T.dasyurus* - завоз ?). Кубинский район. Занимает о-ва Куба, Хувентул (Пинос), Ямайка, Кайман, Морант-Кис, Навасса и мелкие прилежащие. Фауна представлена только Buthidae и Diplocentridae; эндемичный род *Alayotityus* с 4 видами; всего 8 родов, 29(24) видов, большинство которых сосредоточено на о.Куба. Гаитянский район занимает о-ва Гаити, Гонаиб и мелкие прилежащие; Chactidae отсутствуют; имеются Scorpionidae (*Opisthacanthus lepturus* - возможно, завоз) и Diplocentridae - 2 рода, 3(3) вида, и Buthidae - 3 рода, 7(4) видов. Малоантильский район занимает о.Пуэрто-Рико и все Малые Антильские о-ва (Наветренные и Подветренные); фауна скорпионов представлена только Buthidae и Diplocentridae; 7(1) родов (эндемичный *Oieclus* с 1 видом), 26(23) видов. Центральноамериканский район занимает Центральную Америку от Панамского перешейка до р.Мотагуа в Гватемале, а также о.Кокос в Тихом океане и атоллы юго-западной части Карибского моря. Фауна очень обеднена: имеются Scorpionidae (эндемик о.Кокос - *Opisthacanthus valerioi*); Chactidae отсутствуют; Diplocentridae представлены только родом *Diplocentrus* с 2 эндемичными видами, Buthidae - родом *Ananteris* с 1 видом, *Centruroides* с 7(4) видами и *Tityus* с 2 видами. Юкатанский переходный район занимает часть центральноамериканского перешейка между Теуантепеком и р.Мотагуа, а также мелкие прилежащие о-ва, в том числе Косумель. Фауна переходного характера между Мадреанским и Антильским субрегионами, с преобладанием антильских форм. На п-ове Юкатан довольно большое число пещерных видов. В фауне 4 семейства, в том числе Chactidae, 3 подсемейства, 5 родов (эндемичный род *Darchenia* с 1 видом), 15 видов (из них 8 эндемичных, 5 общих с Антильским и 3 - с Мадреанским субрегионами).

Амазонский субрегион. 6 семейств, 7 подсемейств (1 субэндемичное), 20 родов (9 эндемичных, 2 субэндемичных), 174(158) вида. ЦМ Chactidae и рода *Tityus* из Buthidae. Представлены семейства: Bothriuridae (роды *Bothriurus* - 2(2) вида и *Brachistasternus* - 1(1) вид); Buthidae (эндемичный род *Microtityus*; роды *Ananteris* - 10(8) видов, *Centruroides* - 5(1) видов, *Microtityus* - 4 эндемичных вида, *Rhopalurus* - 5 эндемичных видов и *Tityus* - 59(53) видов); Chactidae (субэндемичное подсемейство Chactinae, эндемичные роды: *Auyantepuia, Broteas* - 13-14 видов, *Broteochactas* - 21 вид, *Chactopsis* - 5 видов, *Hadrurochactas, Taurepania, Troglotayosicus, Vachoniochactas*, субэндемичные роды - *Chactas* 17(16) видов и *Teuthraustes* - 16(14) видов); Diplocentridae - эндемичный род *Taisoporosus*; Iuridae (род *Hadruroides* - 12 эндемичных видов); Scorpionidae (род *Opisthacanthus* с 2(1) видами).

Разделяется на пять регионов: Амазонский, Гвианский, Магдаленский, Меридский и Каатингасский переходный. ЦМ находится в Гвианском районе. В Магдаленском районе много пещерных форм.

Амазонский район занимает территорию к востоку от Анд и включает Льянос, Сельвас и Ла-Монтанью; его фауна представлена только Buthidae и Chactidae с преобладанием первых, и явно обеднена: 10 родов, 39(20) видов. Гвианский район занимает территорию между реками Ориноко и Амазонкой, на юг до пределов Гвианского плоскогорья включительно; ЦМ фауны скорпионов субрегиона; основу фауны составляет Chactidae; отсутствуют Bothriuridae, Diplocentridae и

Iuridae. Фауна включает 3 семейства, 2 подсемейства, 14 родов (4 эндемичных: *Auyantepuia* (4 вида), *Hadrurochactas* (1 вид), *Taurepania* (2 вида), *Vachoniochactas* (1 вид); всего 65(48) видов). Магдаленский район занимает Анды от Панамского побережья и севера колумбийских Кордильер до Западной Кордильеры, северо-западное побержье Южной Америки от устья р.Магдалена до залива Гуаякиль, а также о-ва Пуна и Галапагосские. В фауне имеются Iuridae и Scorpionidae; преобладают Chactidae и Buthidae. Всего 4 семейства, 4 подсемейства, 10 родов (эндемичный *Troglotayosicus* с 1 видом), 55(35) видов. Меридский район: занимает горы Сьерра-де-Периха, Кордильера-де-Мерида, горы Карибского побережья Венесуэлы, побережье Карибского моря от р.Магдалена до р.Ориноко, о-ва Ла-Тортуга, Маргарита, Тринидад и Тобаго. Имеются Diplocentridae и Scorpionidae. Отсутствует Bothriuridae и Iuridae. Преобладают Buthidae и Chactidae. В фауне района 4 семейства, 3 подсемейства, 10 родов (эндемичные *Mesotityus* и *Tarsoporosus*), 46(26) видов. Каатингасский переходный район. Занимает Каатингу (местность между реками Карнаиба и Сан-Франсиску). Имеются Bothriuridae; отсутствуют Diplocentridae, Iuridae и Scorpionidae; Chactidae представлены одним заходящим видом. Основу фауны составляют Buthidae (ЦМ рода *Rhopalurus*). Переходность объясняется крайними пределами распространения Chactidae, с одной стороны, и крайними пределами эндемизма и распространения южнобразильско-патагонских Bothriuridae, с другой. В фауне 3 семейства, 2 подсемейства, 5 родов, 14 видов (11 эндемичных, 3 - общих с Амазонским районом).

Южнобразильско-Патагонский регион

Занимает Южную Америку южнее эквадорских Анд, Ла-Монтаньи, Сельвас и Каатинги, включая Огненную Землю. Фауна скорпионов включает 5 семейств, 6 подсемейств (1 эндемичное, 1 общее с Колорадо-Мадреанским и Амазонско-Антильским, 1 - с Амазонско-Антильским и Афротропическим, 3 - с Амазонско-Антильским регионом), 20 родов (10 эндемичных, 6 общих с Амазонско-Антильским, 2 - с Амазонско-Антильским и Сонорским, 1 - с Амазонско-Антильским и Афротропическими регионами), 126 видов (116 эндемичных, 9 общих с Амазонско-Антильским и 1 - с Амазонско-Антильским и Сонорским регионами). Центр многообразия семейства Bothriuridae.

В фауне региона предоставлены семейства: Bothriuridae (эндемичное подсемейство Vachonianinae; эндемичные роды: *Centromachetes, Orobothriurus, Phoniocercus, Tehuankea, Thestylus, Timogenes, Urophonius*; субэндемичные роды: *Bothriurus* - 29(27) видов и *Brachistosternus* - 10(9) видов); Buthidae (эндемичный род *Zabius*, роды *Ananteris* - 2(1) вида, *Centruroides* - 3(2) вида, *Rhopalurus* (1 вид) и *Tityus* - 30(27) видов); Chactidae (род *Chactas* - 1 вид, *Teuthraustes* - 2(1) вида); Iuridae (эндемичный род *Caraboctonus*, род *Hadruroides* с 5 видами); Scorpionidae - афроамериканский род *Opisthacanthus* с 2 эндемичными видами.

Регион разделяется на два субрегиона: Южнобразильско-Патагонский и Центрально-Чилийский. Последний занимает среднее Чили от пустыни Атакама до о.Чилоэ включительно.

Южнобразильско-Патагонский субрегион. Фауна скорпионов включает 5 семейств, 6(1) подсемейств, 16(5) родов, 108(94) видов. Один из ЦМ Bothriuridae; достаточно оригинальны и многообразны Buthridae. В фауне представлены: Bothriuridae (эндемичное подсемейство Vachonianinae (род *Vachonia*), эндемичные роды *Orobothriurus, Thestylus* и *Timogenes*, роды *Bothriurus* - 22(20) вида, *Brachistosternus* - 9(6) видов, *Urophonius* - 12(11) видов); Buthidae (эндемичный род *Zabius*, роды *Ananteris* - 2(1) вида, *Centruroides* - 3(2) вида, *Rhopalurus* - 1 вид, *Tityus* - 28(25) видов); Chactidae (роды *Chactas* - 1 вид, *Teuthraustes* - 2(1) вида); Iuridae (род *Hadruroides* с 5 эндемичными видами); Scorpionidae (род *Opisthacanthus* с 2 эндемичными видами).

Субрегион разделяется на 5 регионов: Южнобразильский, Западнокордильерский, Уругвайский, Вентанский и Чако-Патагонский. ЦМ фауны скорпионов находятся в Чако-Патагонском и Уругвайском районах.

Южнобразильский район. Занимает Бразильское плоскогорье и Юнгас. Основу фауны составляет Buthidae (род *Tityus*); отсутствуют Chactidae и Iuridae. Bothriuridae не оригинальны и явно производны от южных

районов. В фауне 3 семейства, 2 подсемейства, 7 родов, 31(23) вид, в том числе *Tityus* - 20(18) видов. Западнокордильерский район. Занимает Анды от северных пределов Западной Кордильеры до пустыни Атакама, Кордильеры-Домейко, Пуны-де-Атакама и Сьерра-Калаласто включительно, а также соответствующее тихоокеанское побережье. Основу фауны составляют Bothriuridae и Iuridae. Buthidae не характерны. 5 семейств, 5 подсемейств, 10 родов (1 субэндемичный - *Orobothriurus* - 8(7) видов), 34(22) вида. Уругвайский район. Занимает территорию между реками Ла-Плата, Парана и Паранапанема. Основу фауны составляют Bothriuridae, отсутствуют Chactidae, Iuridae и Scorpionidae. 2 семейства, 1 подсемейство, 5 родов, 24(15) вида. Вентанский район. Занимает горы Сьерра-де-ла-Вентана в аргентинской провинции Буэнос-Айрес. Основу фауны составляют Bothriuridae, отсутствуют Chactidae, Iuridae и Scorpionidae. Фауна чрезвычайно бедна, но характеризуется эндемичным подсемейством Vachonianinae (*Vachonia* - 1 вид). 2 семейства, 2(1) подсемейства, 5(1) родов, 9(2) видов. Чако-Патагонский район. Занимает Гран-Чако, Пампу, Сеерас-де-Кордова, юго-восточные Анды, Патагонию и Огненную Землю. Основу фауны составляют Bothriuridae; отсутствуют Chactidae, Iuridae и Scorpionidae. 2 семейства, 2 подсемейства, 8 родов (эндемичный *Zabius* с 2 видами и субэндемичный *Timogenes* с 4(3) видами), 37(20) видов.

Центрально-Чилийский субрегион. В фауне 2 семейства, 3 подсемейства, 7(4) родов, 17(11) видов. Представлены: семейство Bothriuridae (эндемичные роды *Centromachetes* - 3 вида, *Phoniocercus* - 2 вида, *Tehuankea* - 1 вид, роды *Bothriurus* - 4(2) вида, *Brachistosternus* - 3 вида, *Urophonius* - 3(2) вида); Iuridae (эндемичный род *Caraboctonus* с 1 видом). На районы не подразделяется. Статус субрегиона присвоен этому выделу, несмотря на бедность фауны, из-за высокого родового и видового эндемизма. Фауна Центрального Чили резко отличается от фаун соседних районов отсутствием Buthidae; по всей вероятности, она является реликтовой, так как связана с лесами из *Notofagus*.

Афротропический район

Занимает Африку южнее Сахары, плато Кордофан, Абиссинского нагорья и плато Сомали, а также острова Мадагаскар, Занзибар, Пемба, Маскаренские, Коморские, Альдабра, Амиранские, Сейшельские и острова у Атлантического побережья Африки. Основу фауны составляют Buthidae и Scorpionidae. В фауне представлены: 3 семейства, 4 подсемейства (2 эндемичных, 1 общее с Сахаро-Гобийским и Индо-Малайским регионами, 1- с Амазонско-Антильским, Южнобразильско-Патагонским, Сахаро-Гобийским, Индо-Малайским и Австралийским регионами), 25 родов (14 эндемичных, 6 общих с Сахаро-Гобийским регионом, по 1 общему с Амазонско-Антильским и Южнобразильско-Патагонским, Индо-Малайским, Сахаро-Гобийским и Индо-Малайским, Индо-Малайским и Австралийским регионами), 199 видов (184 эндемичных, 15 общих с Сахаро-Гобийским регионом). Фауну региона составляют семейства: Bothriuridae (эндемичное подсемейство Lisposominae - род *Lisposoma* с 2 видами); Buthidae (эндемичные роды: *Akentrobuthus, Ananteroides, Grosphus, Karasbergia, Lychasioides, Odonturus, Pseudolychas, Tityobuthus*, субэндемичный род *Uroplectes* - 30(27) видов, роды *Babycurus* - 8 эндемичных видов, *Buthacus* - 1 эндемичный вид, *Hottentotta* - 8(3) видов, *Isometrus* - 1 эндемичный вид, *Lychas* - 7(6) видов, *Parabuthus* - 27(24) видов); Scorpionidae (эндемичное подсемейство Heteroscorpioninae - род *Heteroscorpion* с 1 видом, эндемичные роды: *Cheloctonus, Chiromachus, Hadogenes, Opisthophthalmus*, роды *Iomachus* - 2 эндемичных вида, *Opisthacantus* - 16 эндемичных видов, *Pandinus* - 7(4) видов, *Scorpio* - 1 вид).

Разделяется на три субрегиона: Карру-Намбийский, Конголезский и Мадагаскарский. Границей Карру-Намибского и Конголезского субрегионов являются реки Кунене, Окаванго и Замбези. Острова Атлантики относятся к Конголезскому субрегиону, острова Индийского океана - к Мадагаскарскому. Карру-Намибский субрегион является ЦМ и центром эндемизма скорпиофауны Афротропического региона.

Карру-Намибский субрегион. 3 семейства, 3(1) подсемейства, 12(5) родов, 139(128) видов. Один из ЦМ семейства Scorpionidae; единственный субрегион, где представлены Bothriuridae (эндемичное подсемейство Lisposominae), Buthidae (эндемичные роды *Karasbergia* и *Pseudolychas*; роды *Hottentota* -

4(3) вида, *Lychas* - 1 вид, *Parabuthus* - 24(21) вида, *Uroplectes* - 23(21) вида); Scorpionidae (эндемичные роды *Cheloctonus* и *Opisthophthalmus* - в сумме 50 видов, субэндемичный *Hadogenes* - 15(14) видов, роды *Opisthacanthus* - 11(9) видов, *Pandinus* - 1 вид).

Разделяется на 3 района: Капский, Намибский и Матабельский переходный. ЦМ сосредоточены в Капском и Намибском районах. Капский район занимает Карру, плато Кап, Витватерсранд, Бушвельд, Высокий Вельд, Драконовы горы и соответствующее побережье материка. Отсутствуют Bothriuridae; основу фауны скорпионов составляют Buthidae (*Parabuthus, Pseudolychas, Uroplectes*), Scorpionidae (*Cheloctonus, Opisthacanthus, Opisthophthalmus*). 2 семейства, 2 подсемейства, 9 родов (эндемичный *Cheloctonus* с 5 видами и субэндемичный *Pseudolychas*), 87(46) видов. Намибский район занимает пустыни Калахари и Намиб. Только здесь представлены африканские Bothriuridae; основу фауны составляют аридные формы: *Opisthophthalmus, Parabuthus, Uroplectes*. 2 семейства, 3 подсемейства (эндемичное Lisposominae), 7 родов (2 эндемичных: *Lisposoma* с 2 видами и *Karasbergia* с одним видом), 76(44) видов. Матабелеский переходный район занимает плато Матабеле и побережье между реками Лимпопо и Замбези. Фауна скорпионов малооригинальна и является переходной между Карру-Намибским и Конголезским субрегионами. Bothriuridae отсутствуют; представлено 2 семейства, 2 подсемейства, 9 родов и 26 видов (4 эндемичных, 13 общих с Карру-Намибским, 3 - с Конголезским, 7 - с Карру-Намибским и Конголезским субрегионами).

Мадагаскарский субрегион. Занимает о-ва Мадагаскар, Занзибар, Пемпа, Коморские, Альдабра, Амирантские, Сейшельские, Маскаренские и мелкие прилежащие. Фауна обеднена, но характеризуется высокой степенью эндемизма. Основу фауны составляют Buthidae. Представлено 2 семейства, 2(1) подсемейства, 9(4) родов, 16(15) видов: Buthidae (эндемичные роды *Grosphus* - 7 видов и *Tityobuthus* - 2 вида, роды *Babycurus* - 1 эндемичный вид, *Isometrus* - 1 эндемичный вид, *Lychas* - 2 эндемичных вида); Scorpionidae (эндемичное подсемейство Heteroscorpioninae - род *Heteroscorpion* с 1 видом; эндемичный род *Chiromachus* - 1 вид, род *Opisthacantus* - 1 эндемичный вид).

Разделяется на два района: Мадагаскарский и Маскаренско-Сейшельский. Мадагаскарский район занимает о.Мадагаскар; эндемичные роды: *Grosphus, Heteroscorpion, Tityobuthus*, виды родов *Isometrus, Opisthacanthus*; род *Babycurus* представлен 1 видом, общим с Конголезским субрегионом. Маскаренско-Сейшельский район занимает остальные острова субрегиона; эндемичны род *Chiromachus* и виды рода *Lychas* (на о.Праслен - 1, на о.Раунд - 2 эндемичных вида).

Конголезский субрегион. 2 семейства, 2 подсемейства, 14(3) родов, 52(29) вида. Основу фауны составляют Buthidae, Scorpionidae по сравнению с Карру-Намибским субрегионом представлены слабо и не дают эндемичных родов. Фауна скорпионов дождевых тропических лесов чрезвычайно бедна. Фауну субрегиона составляют семейства: Buthidae (эндемичные роды: *Akentrobuthus* (1 вид), *Ananteroides* (1 вид) и *Lychasoides* (1 вид); роды *Babycurus* - 18(6) видов, *Buthacus* - 1 эндемичный вид, *Hottentotta* - 5 видов, *Lychas* - 5(4) видов, *Odonturus* - 1 эндемичный вид, *Parabuthus* - 5 видов, *Uroplectes* - 8(5) видов); Scorpionidae (роды *Iomachus* - 2 эндемичных вида, *Opisthacanthus* - 6(3) видов, *Pandinus* - 7(3) видов, *Scorpio* - 1 вид).

Разделяются на два региона - Западный и Восточный, границей между которыми служат поднятия Большого Африканского Рога. К Западному району относятся также острова Атлантического океана. Западный район - единственный район субрегиона, где имеются эндемичные роды. В его фауне 2 семейства, 2 подсемейства, 12(3) родов, 23(15) вида. 1 вид рода *Lychas* эндемичен для о.Святой Елены. Восточный район - район со сборным комплексом родов и видов, где основную роль играют таксоны сахаро-гобийского (эфиопско-сомалийского) происхождения. 2 семейства, 2 подсемейства, 9 родов, 32(13) вида (из них 1 общий с Западным районом, 1 - с Западным районом и Мадагаскарским субрегионом, 1 - с Западным районом, Карру-Намибским субрегионом и Сахаро-Гобийским регионом, 9 - с Сахаро-Гобийским регионом, 4 - с Карру-Намибским субрегионом, 3 - с Карру-Намибским субрегионом и Сахаро-Гобийским регионом).

Сахаро-Гобийский регион

Занимает Северную Африку на юг до Сахеля, плато Кордофан, Абиссинского нагорья и плато Сомали включительно; Европу в пределах ареала отряда; Переднюю, Среднюю и Центральную Азию. В Азии граничит с Индо-Малайским регионом: их граница проходит от побережья Аравийского моря в обход с востока пустынн Тар, с запада Индо-Гангской низменности до Гиндукуша и Каракорума, далее - по южному склону Гималаев, обходит с юга Тибет и следует по р.Янцзы до Восточно-Китайского моря. К региону относятся также о-ва Канарские, Сокотра и Абд-эль-Кури.

Преобладают аридние формы. ЦМ семейств и подсемейств находится в Восточном Средиземноморье. В родовом и видовом отношении преобладают Buthidae, ЦМ которых находится в аридной зоне Северной Африки и Передней Азии. Фауна состоит из 6 семейств, 8 подсемейств (4 эндемичных, 1 общее с Амазонско-Антильским, Южнобразильско-Патагонским, Афротропическим, Индо-Малайским и Австралийским регионами, 1 - с Афротропическим и Индо-Малайским регионами, 1 - с Индо-Малайским регионом), 40 родов (27 эндемичных, 3 субэндемичных, 5 общих с Афротропическим регионом, по 1 общему с Индо-Малайским, Амазонско-Антильским, Афротропическим и Индо-Малайским и Австралийским, Афротропическим, Индо-Малайским и Австралийским регионами). В регионе представлены семейства: Buthidae (эндемичные роды: *Androctonus, Anomalobuthus, Apistobuthus, Birulatus, Butheoloides, Butheolus, Buthiscus, Buthus, Cicileus, Kraepelinia, Leiurus, Liobuthus, Lissothus, Microbuthus, Odonthobuthus, Pectinibuthus, Plesiobuthus, Psammobuthus, Vachoniolus*; субэндемичные роды: *Buthacus* - 5-6 (4-5) видов, *Compsobuthus* - 12(11) видов, *Mesobuthus* - 6-9 (5-8) видов; роды *Babycurus* - 7(6) видов, *Hottentotta* - 14(10) видов, *Lychas* - 1 вид, *Orthochirus* - от 1 до 6 видов, из которых до 3 эндемичных, *Parabuthus* - 7(4) видов, *Uroplectes* - 3(1) вида); Chactidae (эндемичное подсемейство Euscorpiinae - роды *Belisarius** и *Euscorpius*); Diplocentridae (эндемичное подсемейство Nebinae с 1 родом *Nebo*; род *Heteronebo* с 2 эндемичными видами); Scorpionidae (эндемичное подсемейство Hemiscorpioninae - роды *Habibiella* и *Hemiscorpius*; роды *Liocheles* - 1 вид, *Pandinus* - 16(13) видов, *Scorpio* - 1 вид); Vaejovidae (род *Scorpiops* с 1 эндемичным видом); Iuridae (эндемичное подсемейство Iurinae - роды *Iurus* и *Calchas*).

Разделяется на 3 субрегиона, границы между которыми менее выражены, нежели в остальных регионах: Сахаро-Гобийский, Средиземноморский и Эфиопско-Южноаравийский. Средиземноморский субрегион занимает всю европейскую часть региона, Закавказье, Малую Азию, Палестину, Синайский п-ов, средиземноморское побережье Африки на юг до Сахары и о-ва Средиземного моря. Эфиопско-Южноаравийский субрегион занимает Абиссинское нагорье, плато Сомали, юг Аравии на север до пустыни Руб-эль-Хали, крайний юго-восток Ирана и о-ва Хенгам, Сокотра и Абд-эль-Кури. Пояс пустынь Старого Света относится к Сахаро-Гобийскому субрегиону.

Сахаро-Гобийский субрегион. Основу фауны составляют Buthidae; здесь находится центр родового эндемизма этого семейства. Chactidae и Iuridae отсутствуют; всего в фауне скорпионов 4 семейства, 5 подсемейств, 33(16) рода, 70-77(40-45) видов. Фауну составляют семейства: Buthidae (эндемичные роды: *Anomalobuthus* - 1 вид, *Apisthobuthus* - 1 вид, *Birulatus* - 1 вид, *Butheoloides* - 3 вида, *Buthiscus* - 1 вид, *Cicileus* - 1 вид, *Liobuthus* - 1 вид, *Lissothus* - 2 вида, *Odonthobuthus* - 2 вида, *Pectinibuthus* - 1 вид, *Plesiobuthus* - 1 вид, *Vashoniolus* - 2 вида, а также неописанный новый род для "*Buthus zarudnianus*" Birula; роды *Androctonus* - 8(4) видов, *Buthacus* - 3-4 (1-2) вида, *Butheolus* - 2 вида, *Buthus* - 5(4) видов, *Compsobuthus* - 6(3) видов, *Hottentotta* - 9(3) видов, *Kraepelinia* - 1 вид, *Leiurus* - 1 вид, *Mesobuthus* - 5-8(2-4) видов, *Microbutus* - 1 эндемичный вид, *Orthochirus* - 1-6(0-3) видов, *Parabuthus* - 1 вид); Diplocentridae (род *Nebo* с 1 видом); Scorpionidae (эндемичный род *Habibiella* - 1 вид, роды *Liocheles* - 1 вид, *Pandinus* - 1 вид,

* Род *Belisarius* Simon, вероятно не относится к этому подсемейству хактид (O.Francke, личное сообщение).

Hemiscorpius - 1 вид); Vaejovidae (род *Scorpiops* - 1 эндемичный вид).

Разделяется на 5 районов: Сахарский, Нубийский переходный, Аравийский, Загросско-Синдский и Турано-Гобийский. Сахарский район занимает Сахару и Сахель без Нубийской пустыни и плато Кордофан. Отсутствуют Diplocentridae и Vaejovidae; в фауне 2 семейства, 1 подсемейство, 13(4) родов, 31(17) вид. Нубийский переходный район занимает Нубийскую пустыню и плато Кордофан; здесь отсутствуют Diplocentridae и Vaejovidae; фауна обеднена и имеет переходный характер между Сахаро-Гобийским и Эфиопско-Южноаравийским субрегионами; 2 семейства, 1 подсемейство, 10 родов, 17 видов. Аравийский район занимает Сирийскую пустыню, пустыни Нефуд и Руб-эль-Хали. Здесь отсутствуют Vaejovidae; представлены 3 семейства, 2 подсемейства, 12(3) родов, 16(5-6) видов. Загросско-Синдский район занимает Месопотамскую низменность, горы Загрос, Иранское нагорье (пустыни Деште-Кевир и Деште-Лудт), Сулеймановы горы и пустыню Тар. Отсутствуют Diplocentridae и Vaejovidae, в фауне 2 семейства, 2 подсемейства, 11-12(3) родов, 24-29 (9-12) видов. Турано-Гобийский район занимает Прикаспийскую низменность, Кавказ (кроме западного Закавказья), Эльбурс, Копетдаг, Гиндукуш, Памир, Каракорум, Северные Гималаи, Тибет, Куньлунь, а текже степи и пустыни Средней и Центральной Азии, Северо-Восточный Китай и Северную Корею. Отсутствуют Diplocentridae; в фауне 3 семейства, 2 подсемейства, 12(4) родов, 17-18(6) видов.

Средиземноморский субрегион. Основу фауны составляют более влаголюбивые виды: дизъюнкции Chactidae и Iuridae подчеркивают реликтовость фауны скорпионов субрегиона. Vaejovidae отсутствуют; Buthidae представлены видами сахаро-гобийских родов и малооригинальны. В фауну входит 5 семейств, 4(2) подсемейства, 15(4) родов, 34(13) вида. Представлены: Buthidae (роды: *Androctonus* - 4 вида, *Buthacus* - 3 вида, *Buthus* - 1 вид, *Compsobuthus* - 4(3) вида, *Hottentotta* - 5(1) видов, *Leiurus* - 1 вид, *Mesobuthus* - 3(1) вида, *Orthochirus* - 1-2 вида, *Parabuthus* - 1 вид); Chactidae (эндемичное подсемейство Euscorpiinae - роды *Belisarus* с 1 и *Euscorpus* с 4 эндемичными видами); Diplocentridae (род *Nebo* с 1 эндемичным видом); Iuridae (эндемичное подсемейство Iuridae: роды *Calchas* - 1 вид и *Iurus* - 2 вида); Scorpionidae (род *Scorpio* с 1 видом).

Разделяется на 4 района: Пиренейско-Балканский, Пелопоннесско-Малоазиатский, Атласско-Ливийский переходный и Египетско-Палестинский переходный. Последние два района характеризуются большой ролью бутид. Пиренейско-Балканский район занимает европейскую часть субрегиона без п-ва Пелопоннес и Эгейского архипелага, а также острова в западной части Средиземного моря; в этот район мы включаем юг европейской части СССР, в том числе южный берег Крыма. В районе отсутствуют Diplocentridae, Iuridae и Scorpionidae; представлены 2 семейства, 1 подсемейство, 4 рода, (в том числе эндемичный *Belisarius*) и 9 видов (из них один эндемичный). Пелопоннеско-Малоазиатский район занимает п-ов Пелопоннес, Эгейский архипелаг, о-ва Крит, Кипр, Мальта Малую Азию и западное Закавказье. Отсутствуют Diplocentridae; единственный район субрегиона, где представлены Iuridae. Фауна скорпионов включает 4 семейства, 3(1) подсемейства, 5(2) родов, 11(3) видов. Атласско-Ливийский переходный район занимает крайний север Африки от гор Атлас до оазиса Сива. Отсутствуют Diplocentridae и Iuridae; фауна района имеет переходный характер между Сахаро-Гобийским и Средиземноморским субрегионами; включает 3 семейства, 2 подсемейства, 9 родов, 12(1) видов. Египетско-Палестинский переходный район занимает северо-восток Африки (Нижний Египет, Синайский п-ов) и Палестину. Iuridae отсутствуют; единственный район субрегиона, где имеются Diplocentridae. Фауна имеет переходный характер между Сахаро-Гобийским и Средиземноморским субрегионами; представлено 4 семейства, 3 подсемейства, 12 родов, 20-21 вод (из них 3 эндемичных).

Эфиопско-Южноаравийский субрегион. Основу его фауны составляют аридные формы семейства Buthidae и Scorpionidae, высока доля афротропических видов. ЦМ Diplocentridae Старого Света. Отсутствуют Chactidae, Iuridae и Vaejovidae. В фауне субрегиона 3 семейства, 4 подсемейства (1 субэндемичное), 20 родов (3 субэндемичных), 81-85(49) видов. Фауну составляют семейст-

ва: Buthidae (субэндемичный род *Butheolus* - 5(3) видов, роды *Androctonus* - 3 вида, *Babycurus* - 7(6) видов, *Buthus* - 3(2) вида, *Compsobuthus* - 6(3) видов, *Hottentotta* - 10(3) видов, *Kraepelinia* - 1 вид, *Leiurus* - 1 вид, *Lychas* - 1 вид, *Mesobuthus* - 2 вида, *Microbuthus* - 2 эндемичных вида, *Odonthobuthus* - 1 вид, *Orthochirus* - 2-3 вида, *Parabuthus* - 6(3) видов, *Uroplectes* - 3(1) вида); Diplocentridae (субэндемичное подсемейство *Nebinae*; род *Nebo* - 8(7) видов, род *Heteronebo* - 2 эндемичных вида); Scorpionidae (субэндемичный род *Hemiscorpius* - 6(5) видов, род *Pandinus* - 16(12) видов).

Разделяются на два района: Эфиопский и Южноаравийский. Эфиопский район занимает Абиссинское нагорье и плато Сомали. Diplocentridae отсутствуют; в фауне 2 семейства, 2 подсемейства, 14 родов, 52(27) вида. Южноаравийский район занимает юг Аравии, юго-восток Ирана и о-ва Хенгам, Абд-Эль-Кури и Сокотра. В фауне 3 семейства, 4 подсемейства (1 субэндемичное), 17 родов, 40-41(21) вид.

Индо-Малайский регион

Занимает Южную и Юго-Восточную Азию южнее границы Сахаро-Гобийского региона, Зондский архипелаг (до островов морей Флорес, Банда, Серам и Моллуккского) и острова: Лаккадивские, Мальдивские, Чагос, Шри Ланка, Андаманские, Никобарские, Южно-Китайского моря, Хайнань, Тайвань, южные Японские, Филиппины, Килинг и Рождества. Фауна скорпионов включает 4(1) семейства, 3 подсемейства (1 субэндемичное, 1 - общее с Амазонско-Антильским, Южнобразильско-Патагонским, Афротропическим и Сахаро-Гобийским регионами), 18 родов (9 эндемичных, 1 субэндемичный, 4 общих с Сахаро-Гобийским регионом, 2 - с Афротропическим и Австралийским регионами, по 1 общему с Афротропическим, Австралийским, Афротропическим и Сахаро-Гобийским регионами), 117-121 вид (107-108 эндемичных, 8-10 общих с Сахаро-Гобийским и 2-3 - с Австралийским регионами). Единственный регион, где представлено семейство Chaerilidae и практически единственный регион Старого Света с наличием семейства Vaejovidae. Основу фауны составляют гумидные формы. Фауну скорпионов региона составляют семейства: Buthidae (эндемичные роды: *Charmus*, *Hemibuthus*, *Stenochirus*, роды *Comobuthus* - 1 вид, *Hottentotta* - 6(4) видов, *Isometrus* - 11(11) видов, включая *I.maculatus*, интродуцированный отсюда во все тропики; *Lychas* - 21(21) вид, *Mesobuthus* - 4 вида, *Orthochirus* - 1-3 вида); Chaerilidae - 1 эндемичный род с 21 видом; Scorpionidae (эндемичные роды *Chiromachetes*, *Heterometrus*, *Hormiops*, роды *Iomachus* - 3 эндемичных вида и *Liocheles* - 4-5(1) видов); Vaejovidae (субэндемичное подсемейство Scorpiopsinae; субэндемичный род *Scorpiops* - 17(16) видов, эндемичные роды *Dasyscorpiops* и *Parascorpiops*).

Разделяются на два субрегиона - Индостанский и Гималайско-Зондский, граница между которыми проходит от п-ова Катьявар через горы Аравалли по южным пределам Индо-Гангской равнины до Бенгальского залива. Индостанский субрегион включает о-ва Лаккадивские, Мальдивские, Чагос и Шри Ланка. Остальные острова региона относятся к Гималайско-Зондскому субрегиону.

Индостанский субрегион. Фауна включает 4 семейства, 3 подсемейства, 13(4) родов и 48-49(40-41) видов. Chaerilidae и Vaejovidae малооригинальны. Основу фауны составляют Buthidae - роды *Isometrus, Hottentotta, Lychas* и Scorpionidae *(Heterometrus)*. Фауна субрегиона составлена семействами: Buthidae (эндемичные роды: *Charmus* - 2 вида, *Hemibuthus* - 1 вид, *Stenochirus* - 2 вида; роды *Compsobuthus* - 1 вид, *Hottentotta* - 5(4) видов, *Isometrus* - 9(7) видов, *Lychas* - 5 эндемичных видов); Chaerilidae (род *Chaerilus* с 1 эндемичным видом); Scorpionidae (эндемичный род *Chiromachetes* (1-2 вида); роды *Heterometrus* - 14(10) видов, *Iomachus* - 3 эндемичных вида, *Liocheles* - 1 эндемичный вид); Vaejovidae - род *Scorpiops* с 13 эндемичными видами.

Разделяются на два района: Индостанский и Цейлонский. Фауна последнего представляет собой сильно обедненный вариант индостанской фауны скорпионов. Индостанский район: фауна включает 3 семейства, 3 подсемейства, 12 родов (2 эндемичных: *Chiromachetes* и *Hemibuthus*); 41-42(31-32) вида; Chaerilidae отсутствуют. Цейлонский район: в фауне представлены 3 семейства, 2 подсемейства, 5 родов, 11(6) видов; имеются Chaerilidae (эндемичный *Chaerilus ceylonensis*

Pocock), отсутствуют Vaejovidae и Ischnurinae (Scorpionidae), не считая завозных.

Гималайско-Зондский субрегион. Фауна скорпионов включает 4 семейства (одно из них - Chaerilidae - субэндемичное), 3 подсемейства, 13 родов (3 эндемичных, 1 субэндемичный), 77-80(58) видов. Наиболее богата фауна Гималаев. Фауна скорпионов тропиков Китая и Индокитая малооригинальна. Vaejovidae намного разнообразнее, чем в Индостанском субрегионе. Представлены семейства: Buthidae (роды: *Compsobuthus* - 1 вид, *Hottentotta* - 2 вида, *Isometrus* - 4 вида, *Mesobuthus* - 3 вида, *Orthochirus* - 1-3 вида, *Lychas* - 16 эндемичных видов); Chaerilidae (субэндемичный род *Chaerilus* - 21(20) вид); Scorpionidae (эндемичный род *Hormiops* - 1 вид, роды *Heterometrus* - 12(7) видов и *Liocheles* - 2-3 вида); Vaejovidae (эндемичные роды *Dasyscorpiops* - 1 вид и *Parascorpiops* - 1 вид; *Scorpiops* - 13 эндемичных видов).

Разделяется на два района: Гималайско-Малаккский и Зондско-Филиппинский. Гималайско-Малаккский район занимает материковую Южную и Юго-Восточную Азию без Индостанского субрегиона, а также острова Тайвань, Хайнань и юг Японии; ЦМ фауны скорпионов сосредоточен в Гималаях; в фауне района 4 семейства, 3 подсемейства, 11 родов (эндемичный *Dasyscorpiops*), 61-63(42) вида; многочисленны виды рода *Chaerilus*. Зондско-Филиппинский район, включающий островную часть Гималайско-Зондского субрегиона, обладает ЦМ на Больших Зондских о-вах; здесь 4 семейства, 3 подсемейства, 7 родов (2 эндемичных - *Hormiops* и *Parascorpiops*); 22-23(15) вида. Vaejovidae обнаружены только на о.Борнео (*Parascorpiops* - 1 вид); фауна Chaerilidae явно обеднена.

Австралийский регион

Занимает Австралию, Тасманию, Новую Гвинею, Океанию в пределах ареала отряда, а также часть Зондских островов, не входящих в Индо-Малайский регион (Моллуккские, Ару, Кей, Серам и др.). Единственный регион, не подразделенный на субрегионы. Состоит из двух районов - Папуасского переходного (островная часть региона и тропическая Австралия) и Австралийского (остальная часть материка и Тасмания). Фауну скорпионов составляют 3 семейства, 3 подсемейства (1 эндемичное, 1 общее с Амазонско-Антильским и Южнобразильско-Патагонским, 1 общее с Амазонско-Антильским, Южнобразильско-Патагонским, Афротропическим, Сахаро-Гобийским и Индо-Малайским регионами), 6 родов (3 эндемичных, по 1 общему с Афротропическим и Индо-Малайским, Афротропическим, Сахаро-Гобийским и Индо-Малайским, Индо-Малайским регионами); 30-31 вид (28 эндемичных, 2-3 общих с Индо-Малайским регионом). Основу фауны составляют Scorpionidae. Представлены семейства: Bothriuridae (эндемичный род *Cercophonius* с 1 видом); Buthidae (эндемичный род *Isometroides* - 1 вид, роды *Isometrus* - 2 эндемичных вида и *Lychas* - 4 эндемичных вида); Scorpionidae (эндемичное подсемейство Urodacinae - род *Urodacus* с 19 видами; род *Idocheles* - 3-4(1) вида).

Папуасский переходный район: фауна включает 2 семейства, 2 подсемейства, 4 рода, 16-17(8) видов. Основу фауны составляют виды из тропиков Старого Света, однако анализ видовых ареалов позволяет отнести район к Австралийскому региону, тем более что здесь представлены типично австралийские *Urodacus* - 8(5) видов, не пересекающие, однако, Торресов пролив. На Новой Гвинее эндемичные виды скорпионов не найдены; на Новой Каледонии и островах Фиджи имеются по одному эндемичному виду из родов *Isometrus* и *Lychas*, соответственно. На остальных островах района эндемики не обнаружены. Австралийский район: фауна скорпионов включает 3 семейства, 3 подсемейства, 6 родов (эндемичные *Cercophonius* и *Isometroides*), 21(14) вид. Только здесь представлены Bothriuridae (*Cercophonius squama* - очевидно, реликтовый). Доля тропических видов очень невелика. На Тасмании встречается только один вид - *C.squama*. ЦМ *Urodacus* сосредоточен в Западной Авсралии.

Особенности распространения скорпионов

Проведенное районирование показывает, что региональные и субрегиональные фауны скорпионов более дифференцированы, нежели фауны районов. Однако, число семейств и подсемейств в отдельных регионах варьируют

незначительно. Региональные и субрегиональные фауны отличаются друг от друга, главным образом, наличием или отсутствием определенных семейств или подсемейств, т.е. наблюдается замещение одних таксонов другими. Ареалы родов и видов практически всегда укладываются в границы регионов и субрегионов, и только между соседними районами наблюдается довольно большое число общих родов и видов.

Единственным эндемичным для одного региона (Индо-Малайского) семейством является Chactidae. Все остальные семейства представлены и в Старом, и в Новом Свете: Bothriuridae населяют Амазонско-Антильский, Южнобразильско-Патагонский, Афротропический и Австралийский регионы; Buthidae - все регионы; Chactidae - регионы Нового Света и Сахаро-Гобийский; Diplocentridae - Сонорский, Амазонско-Антильский и Сахаро-Гобийский регионы; Iuridae - регионы Нового Света и Сахаро-Гобийский; Scorpionidae - все регионы, кроме Сонорского; Vaejovidae - Сонорский, Сахаро-Гобийский и Индо-Малайский регионы.

Только Buthidae и Scorpionidae распространены почти по всем регионам. Однако, в Новом Свете Scorpionidae представлены лишь одним родом *Opisthacanthus*, встречающимся и в Старом Свете, а Buthidae - несколькими родами с большим числом видов. В то же время в Старом Свете эти семейства преобладают по разнообразию таксонов. Обратная картина наблюдается для Bothriuridae, Chactidae, Diplocentridae, Iuridae и Vaejovidae. Основная масса их таксонов сосредоточена в Новом Свете, тогда как в Старом Свете они представлены узколокально в каком-либо одном регионе, что говорит о реликтовости этих семейств в Старом Свете.

Учитывая возможность объединения подсемейства Scorpiopsinae (Vaejovidae) с семейством Chactidae (O.Francke, личное сообщение), семейство Vaejovidae может быть признано эндемичным для Сонорского региона; общая картина распределения семейств скорпионов от этого мало изменится.

Географическое распрстранение семейств можно объяснить следующим образом. Поскольку возможности к расселению у скорпионов ограничены, мы предполагаем, что рецентные ареалы семейств являются результатом редукции ранее обширных ареалов за счет вымирания (по климатическим причинам) и вытеснения анцестральных форм прогрессивными. Представители рецентных семейств обнаружены в олигоценовых янтарях Прибалтики и миоценовых отложениях Швабских Альп (соответственно, Buthidae и Scorpionidae). Эти находки подтверждают мнение о том, что прежний ареал отряда был более обширным и сократился из-за климатических условий, так как рецентные скорпионы в этих районах Европы не обитают. Находки бутид в доминиканском янтаре, более молодые по возрасту, чем балтийские - 35 и 40 млн. лет соответственно [Schawaller, 1979, 1982], свидетельствуют о том, что в олигоцене бутиды заселяли и Старый, и Новый Свет. Видимо, в общих чертах ареалы семейств оформились еще в позднем палеогене, а впоследствии происходили их модификации под влиянием различных факторов. Это касается ареалов семейств, таксоны которых четко различаются для Старого и Нового Света на уровне подсемейств и родов.

Сложнее обстоит дело с родами *Opisthacanthus* и *Heteronebo*, имеющими трансатлантические ареалы. *Opisthacanthus* является единственным родом Scorpionidae, виды которого (5 эндемичных) обитают на американском континенте. 16 видов рода обитают в Афротропическом регионе. Ньюлендс [Newlands, 1973, 1978] предлагает гипотезу расселения *Opisthacanthus* в направлении Африка - Америка на плотах; он же [1973] считает, что афротропический *O.lecomtei* может оказаться синонимом амазонско-антильского *O.lepturus*. Франке [Francke, 1974] поддержал это предположение, считая ареал *O.lecomtei* результатом интродукции *O.lepturus* из Америки в Камерун в период работорговли. Лоуренсо [Loureno, 1984], анализируя распространение этого рода, пришел к иным заключениям: он отвергает мнения Франке и Ньюлендса и отмечает, что виды *Opisthacanthus* обитают не только по берегам Атлантики, но известны также в качестве эндемиков из Центральной Бразилии, Перу, о.Кокос в Тихом океане, из Восточной Африки и Мадагаскара. Лоуренсо относит ареал рода к гондванскому типу, подразумевая, видимо, связь распространения рода с осколками Гондваны. Если Ньюлендс и Франке считают миграции *Opisthacanthus* сравнительно недавними, то Лоуренсо, на-

против, сильно увеличивает их возраст, так как реальные сроки расхождения фрагментов Гондваны соответствуют среднему мезозою. Признание ареала рода гондванским неправомочно, так как его представители не обнаружены не только, скажем, в Индии или Австралии, но и на юге Южной Америки. ЦМ рода сосредоточен на юге Африки, где условия обитания в известной мере аналогичны некоторым районам южной половины Южной Америки. Каким же образом *Opisthacanthus* мог расселиться в субтропиках и тропиках Африки и на Мадагаскаре, если в Новом Свете он распространен только в тропиках? Почему за период длительной изоляции Южной Америки [Симпсон, 1983] предок *Opisthacanthus* не дал здесь радиации, подобно другим родам южноамериканских скорпионов? Наконец, почему Scorpionidae представлены в Старом Свете многими родами, а в Новом Свете - только одним, да и то неэндемичным? На все эти вопросы гипотеза гондванского происхождения рода *Opisthacanthus* не дает ответа.

Ареал рода *Opisthacanthus* не захватывает внетропических участков Южной Америки, и это, на наш взгляд, служит аргументом в пользу того, что он обусловлен современными ландшафтно-климатическими условиями, а не судьбой фрагментов Гондваны. Не отличается также ареал *Opisthacanthus*, охватывающий меридиональный отрезок тропической зоны (Южная Америка, Африка и Мадагаскар), и от ареалов пантропического типа или от ареалов, занимающих участки тропической зоны в разных комбинациях и являющихся, по сути дела, участками более широкого ранее распространения [Еськов, 1984]. Южноамериканские виды рода занимают различные биотопы: *O.cayaporum* - типичный термитофил, населяющий "кампо" - участок Серрадо; *O.weyrauchi* населяет парамос на севере Перу; *O.heurtaultae* - береговые саванны во Французской Гвиане [Lourenco, 1984]. Экологические различия этих видов не могут свидетельствовать в пользу относительно недавней интродукции рода в Америке и его быстрой дивергенции, а многообразие рода в Афротропическом регионе - в пользу обратной миграции. Скорее всего, Scorpionidae по каким-то причинам не смогли расселиться в Новом Свете, кроме *Opisthacanthus*, который образовал здесь несколько эндемичных видов; их отличия от африканских могут быть признаны только на уровне подрода (O.Francke, личное сообщение).

Еще одним примером подобного рода является род *Heteronebo* (Diplocentridae), представленный в Вест-Индии (10 эндемичных видов) и на островах Абд-эль-Кури (Южный Йемен; 2 эндемичных вида). Армас [Armas, 1982] склонен считать антильские виды отдельным родом, но Франке [Francke, 1977, 1978, 1979] в специальной ревизии не обнаружил родовых различий между типовой серией из Йемена (представленной, однако, только молодыми экземплярами) и антильскими видами. Не суть важно, будут ли признаны отдельные роды для антильских и йеменских видов; существенно то, что Diplocentridae имеет дизъюнктивный ареал, включающий Америку и Аравию (рис.2). Подавляющее большинство Diplocentridae сосредоточено в Новом Свете, и лишь отдельные формы обитают в Старом Свете. Здесь мы имеем дело со случаем, обратным ситуации в семействе Scorpionidae. Diplocentridae смогли эволюционировать в Новом Свете, а в Старом Свете их эволюция замедлилась; явно реликтовые роды Сахаро-Гобийского региона сохранились лишь в немногих местообитаниях.

"Загадка" многообразия Diplocentridae в Новом Свете и его явной реликтовости в Старом и обратная ситуация в семействе Scorpionidae могут иметь следующее объяснение. Эти два семейства, как принято считать, образуют монофилетическую группу ранга надсемейства (Scorpionoidea). Поскольку оба семейства имели, по-видимому, общих предков, то в течение какого-то времени по всему широкому ареалу обитали сходные формы. Если примитивные Diplocentridae тяготеют к гумидным биотопам, то более продвинутые Scorpionidae заселяют как гумидные, так и аридные биотопы. Длительная изоляция Южной Америки и геологическая ситуация в Центральной Америке и Вест-Индии в зоне влажного тропического климата привели к закреплению Diplocentridae в Новом Свете и их радиации, главным образом, на островах Вест-Индии. В Старом Свете появление пояса пустынь, безусловно, привело к вымиранию исходных гумидных форм и к прогрессивной эволюции аридных. Diplocentridae сохранились только в небольших рефугиумах, в то время как Scorpionidae заселили в Ста-



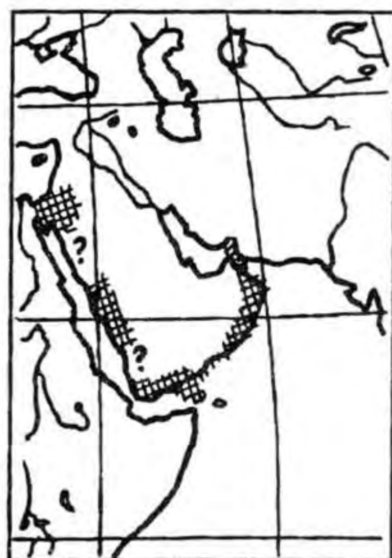


Рис.2. Распространение семейства Diplocentridae.
Fig.2. Distribution of the scorpion family Diplocentridae.

ром Свете аридные биотопы и вытеснили Diplocentridae из гумидных. Поскольку в Южной Америке в пределах ареала Scorpionidae не было аридных биотопов, здесь они развития не получили и сохранились в виде нескольких представителей рода *Opisthacanthus*. Гумидные биотопы Нового Света заняты Buthidae и Chactidae, а потому мощной радиации Scorpionidae здесь не произошло. Гумидные биотопы Антильских островов заняты Diplocentridae, и колонизировать их Scorpionidae, видимо, также не смогли. Таким образом, феномен распространения этих двух семейств, по всей видимости, объясняется их общим происхождением, исходным широким ареалом и последующим экологическим замещением в зависимости от условий в различных частях ареала, что привело к географическому викариированию.

Много аналогий в распространении демонстрируют семейства Chactidae, Iuridae и Vaejovidae ("хактоидный комплекс"). Объем и статус этих таксонов (семейств и подсемейств) до сих пор точно не определен. Традиционные Chactidae и Vaejovidae явно близки и монофилетичны, а Iuridae является их сестринской группой. Chactidae сосредеточены, в основном, в Амазонско-Антильском и Сонорском регионах, лишь заходя в Южнобразильско-Патагонский и являясь реликтами в Сахаро-Гобийском регионе. Ареал Vaejovidae также дизъюнктивен: основная масса таксонов сосредоточена в Сонорском регионе, а в Старом Свете обитает лишь эндемичное подсемейство Scorpiopsinae (Индо-Малайский регион и крайне восточные районы Сахаро-Гобийского).

Как и в надсемействе Scorpionoidea, наблюдается викариат в различных частях ареала надсемейства Chactoidea (Chactidae + Vaejovidae): хактиды замещаются вейовидами, и наоборот. Если вейовиды - в основном аридные формы, то почти все хактиды гумидны (с обилием пещерных таксонов). Если Vaejovidae чрезвычайно разнообразны и образуют многочисленные эндемичные формы в Сонорском регионе, и практически исчезают на границе тропической зоны в Мексике, то Chactidae встречаются здесь в тропиках, влажных субтропиках или в пещерах и образуют мощный очаг родового и видового многообразия, не распространяясь на юг (в южную часть Южной Америки) далее границ

тропической зоны. Только единственный монотипический род хактид - *Superstitionia* - обитает в типичных для вейовид аридных условиях. В Старом Свете Chactidae не проникают в аридные районы, ограничиваясь Средиземноморьем; формирование пояса пустынь здесь привело, видимо, к вымиранию тяготеющих к гумидным условиям хактид, точно так же, как и плейстоценовые похолодания - к вымиранию большинства европейских скорпионов вообще. Сохранившись в средиземноморских рефугиумах, Chactidae по мере потепления климата начали новую экспансию на север и северо-восток, тогда как на юге и востоке пустынные биотопы оказались для них непреодолимым препятствием. Подсемейство Scorpiopsinae сохранилось лишь в тропиках Индо-Малайзийского региона; это не вызывает удивления, если принять во внимание возможность объединения скорпиопсин с Chactidae (O.Francke, личное сообщение): американские вейовиды, в основном, являются аридной группой. Гумидные условия региона способствовали радиации скорпиопсин, эволюционировавших в Гималаях на подродовом и видовом уровне.

Семейство Iuridae (рис.3) имело ранее, по-видимому, ареал, близкий к нынешнему ареалу Chactidae, но у них он разбился вследствие вымирания на ряд изолянтов. В каждом из этих островков обитает ныне отдельный род семейства. Но самое интересное в распространении Iuridae - их практическое отсутствие в тропической зоне, биота которой сложилась, согласно В.В.Жерихину [1978], относительно недавно. По всей видимости, в Новом Свете дизъюнкции Iuridae образовались в результате вымирания в районах, ныне занимаемых тропическими сообществами, а в Старом Свете - в результате процессов аридизации, приведших также к образованию средиземноморского ареала Chactidae. Американские Iuridae представлены ныне сонорским родом *Hadrurus*, центрально-чилийским *Caraboctonus* и родом *Hadruroides*, обитающим в тропической зоне, но только в ее горной части (Перу, Эквадор) и на Галапагосских островах (эндемичный подвид). В Старом Свете ареал Iuridae ограничен Восточным Средиземноморьем (*Calchas*, *Iurus*).

Семейство Chaerilidae (ранее объединявшееся в качества подсемейства с Chactidae) - единственное монотипическое семейство скорпионов - эндемично для Индо-Малайского региона. Его распространение в целом напоминает распространение подсемейства Scorpiopsinae; оба эти таксона тяготеют к горным местообитаниям, а центр многообразия Chaerilidae (без его гималайской части) разбиваются на ряд дизъюнкций, которые, возможно, образовались в связи с приуроченностью к горным биотопам, а также за счет островных территорий (Индонезия, Филиппины). Возраст этих дизъюнкций, надо полагать, не очень древний, иначе Chaerilidae могли бы образовать эндемичные роды. Скорее всего, целостный ранее ареал прервался в связи с экспансией тропической биоты, в результате чего и Scorpiopsinae, и Chaerilidae смогли уцелеть только в горных районах. Вопрос о взаимоотношении этих таксонов в сообществах остается открытым до проведения специальных исследований.

Гипотеза молодости тропической биоты [Разумовский, 1971; Жерихин, 1978] подтверждается еще одним фактом из географии скорпионов. Семейство Bothriuridae, обитающее только в Южном полушарии (юг Южной Америки, Намибия, Австралия и Тасмания), не встречается в тропической зоне (кроме немногих южно-американских видов). В умеренных широтах Южного полушария это семейство может замещать все остальные. Единственный вид скорпионов, известный с Тасмании, относится к ботриуридам. В центральном Чили ботриуриды связаны с лесами из *Notofagus*, а в тропиках Южной Америки поднимаются в высокогорья. Исключительно из ботриурид состоит фауна скорпионов Патагонии. Наличие Bothriuridae в аридной зоне Африки и их отсутствие в окружающих тропических районах говорит о том, что ботриуриды не спобны обитать в условиях тропиков: характерно, что австралийский *Cercophonius* не обитает в австралийских тропиках. Вполне возможно, что ботриуриды могли существовать и в Новой Зеландии, но плейстоценовое оледенение уничтожило фауну скорпионов этих островов [Еськов, 1984]. Обмен Bothrouridae мог происходить между Южной Америкой и Австралией через Антарктиду; ее оледенение привело к обособлению (причем, лишь на уровне рода!) австралийских ботриурид. О возможности такого обмена можно судить по примерам обитания бот-



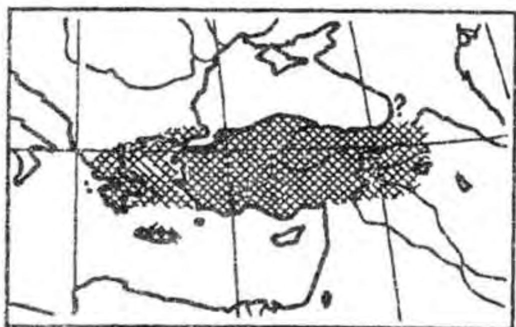


Рис.3. Распространение семейства Iuridae.
Fig.3. Distribution of the scorpion family Iuridae.

риурид ныне в достаточно суровых условиях (Огненная Земля, Тасмания, высокогорья Анд). Не исключено, что семейство ранее было более широко распространено, но этот ареал сократился с появлением истинных тропиков; этим путем можно наиболее просто объяснить появление ботриурид в Южной Африке, не прибегая к гипотезе дрейфа материков (поскольку тогда пришлось бы допустить не менее, чем юрский (!) возраст семейства).

Крупнейшее семейство скорпионов - Buthidae - является практически единственным, рецентный ареал которого совпадает с ареалом отряда. Несмотря на большее разнообразие родов бутид в Старом Свете, считать его центром происхождения семейства нет никаких оснований. Ископаемые Buthidae известны из обоих полушарий примерно с одного времени. Следует подчеркнуть, что в Новом Свете нет аридных бутид (их полностью заменяют Vaejovidae и Bothriuridae); но гумидные бутиды, несмотря на наличие гумидных же Chactidae и Diplocentridae, соседствуют с ними, а в истинной амазонской сельве составляют основу фауны скорпионов. Как правило, гумидные роды бутид Нового Света широко распространены и включают большое число видов. С другой стороны, В старом Свете Buthidae представлены многочисленными, иногда узкоспециализированными (псаммофилы) аридными родами, очень редко - политипическими, такими, как *Androctonus* или *Parabuthus*. Широко распространены в Старом Свете политипические роды, виды которых способны обитать в очень разнообразных условиях - от гумидных до аридных (*Babycurus*, *Hottentotta*, *Uroplectes*). Сказанное может свидетельствовать только в пользу явной прогрессивной эволюции семейства, идущей, однако, двумя путями: в аридных местностях путем образования многих родов, а в гумидных - путем быстрой внутриродовой эволюции. По всей видимости, Buthidae (вместе со Scorpionidae) были пионерами как вновь образовавшихся тропических местообитаний, так и пустынных биотопов. Многие острова заселены только бутидами (или, также, скорпионидами); в любом случае - представителями гумидных родов, обитающих и в материковой гилее (*Isometrus*, *Lychas*, *Heterometrus*, *Liocheles*). В связи с отсутствием аридных

Buthidae и Scorpionidae в Новом Свете, аридные территории Северной Америки колонизировали Vaejovidae, а Южной - Bothriuridae. Зато аридные территории юга Африки и Австралии были освоены Buthidae и Scorpionidae таким образом, что способные обитать в подобных условиях Bothriuridae были вытеснены, и ныне являются реликтами (*Lisposoma* и *Cercophonius*). В Старом Свете с образованием пояса пустынь Древнего Средиземноморья бутиды продвинулись на север в азиатской части, где граница их рецентного ареала представляет собой северную границу распространения отряда в Евразии (в Европе вследствие оледенения скорпионы почти исчезли, а затем аридизации здесь не происходило, в связи с чем бутиды сохранились лишь на крайнем юге Европы).

Таким образом, рассмотрев современную картину распространения скорпионов, мы не нашли ареалов, для объяснения которых пришлось бы прибегнуть к гипотезам Материкового дрейфа или "затонувших" территорий, которые многими зоогеографами рассматриваются как "степпинг-стоуны". Распределение скорпионов зависит, в первую очередь, от ландшафтно-климатических условий; ареалы семейств - это, в большинстве случаев, остатки некогда более обширных ареалов, сократившихся вследствие изменений климата в разные эпохи и конкуренции со стороны более продвинутых групп скорпионов. Судя по всему, аридные территории, заселенные ныне, в основном, продвинутыми Buthidae, относительно молоды. Палеогеновые бутиды были явно гумидными [Schawaller, 1979, 1982], а аридные формы - их потомки. В то же время гумидные формы скорпионов не являются изначально тропическими, так как многие из них в рецентных тропиках не встречаются, а если и встречаются, то только в горных условиях. Обедненность фауны современной гилеи (это, в основном, таксоны прогрессирующих Buthidae и Scorpionidae), а также то, что истинно тропическая биота является фактором, вызывающим разрыв ряда ареалов ранга семейства, служат косвенным свидетельством того, что истинно тропическая биота имеет сравнительно небольшой геологический возраст. Это подтверждается и тем, что важнейшие центры многообразия и эндемизма скорпионов (калифорнийский, центрально-мексиканский, центрально-чилийский, южноафриканский и сахаро-синдский) лежат вне тропиков. В тропической зоне находятся лишь антильский и венесуэльский центры; однако, первый связан с островными территориями, а второй - с условиями сильно пересеченного Гвианского плоскогорья.

Замечания о распространении скорпионов на островах

Островные фауны скорпионов, как правило, чрезвычайно бедны и малооригинальны. Эндемичные роды имеются лишь на Мадагаскаре (3 рода), Борнео, Кубе и Пуло-Кондоре (по одному). Эндемичные виды характерны для фауны немногих островов. Это: Куба (21), Мадагаскар (12), Гаити и Шри Ланка (по 6), Пуэрто-Рико и Ямайка (по 4), Виргинские (3), Абд-эль-Кури, Борнео, Гренада, Каймановы, Сокотра, Суматра, Тринидад (по 2), Багамские, Барбадос, Кокос, Кюрасао, Мадура, Мартиника, Маскаренские (Раунд), Ментавай, Монтсеррат, Новая Каледония, Огненная Земля, Саба, Св.Елены, Сейшельские (Праслен), Сент-Винсент, Сент-Люсия, Фиджи, Филиппины, Хенгам (по 1). Весьма интерес факт отсутствия эндемиков на Яве, Новой Гвинее, Сулавеси, а также на Галапагосских островах. Пожалуй, только на Мадагаскаре представлены реликты - род *Heteroscorpion*, относимый к особому подсемейству, и роды бутид *Grosphus* и *Tityobuthus*. Все остальные эндемики вряд ли вляются реликтами. Эндемичные островные виды относятся к широкораспространенным гумидным родам; некоторые виды с широким ареалом распространились по многим островам тропической зоны, вероятнее всего, с человеком.

В связи с очень ограниченными возможностями к активному расселению, вероятно, что заселение островов скорпионами осуществлялось в основном на плавнике ("плоты", по Дарлингтону, 1966) или при посредстве человека. При этом проникнуть на острова смогли лишь явно прогрессивные гумидные формы, относящиеся к родам, виды которых смогли приспособиться к условиям тропических сообществ, например: *Isometrus*, *Liocheles*, *Lychas*, *Centruroides*, *Tityus*, *Heterometrus*. Кажется вполне вероятным, что аборигенная фауна скорпионов на мате-

риковых островах, за немногим исключением, вымерла в результате вытеснения исходных сообществ более молодыми тропическими, на что указывает очень небольшое число эндемичных островных родов скорпионов. Не исключена возможность нахождения эндемичных родов скорпионов в горных районах Новой Гвинеи и Новой Каледонии, где сохранились остатки аборигенной биоты.

Палеонтология и замечания об истории фауны скорпионов

Появление блестящей монографии, посвященной испопаемым скорпионам [Kjellesvig-Waering, 1986], заставило по-новому оценить все известное ранее о палеонтологии этой группы. Кьеллесвиг-Веринг показал, что большинство ископаемых форм имели жабры и вели водный (возможно, таже и амфибиотический, подобно современным крабам) образ жизни. Легочные скорпионы, подобные современным и выделяемые в особый подотряд вместе с ними, известны по немногим находкам начиная с карбона. Как упоминалось выше, из балтийского янтаря были описаны (под названиями "*Scorpio schweiggeri* Scudder" и "*Tityus eogenus* Menge") виды, истинная родовая принадлежность которых неясна, но которые несомненно относятся к семейству Buthidae [Schawaller, 1979]. Из доминиканского янтаря описаны единственные находки представителей рецентных родов бутид - *Tityus ambarensis* и *Centruroides beynai* [Schawaller, 1979, 1982]. Наконец, из отложений миоцена Швабских Альп известен *Mioscorpio zeugneri* (Hadzi), который отнесен Кьеллесвиг-Веринrом к надсемейству Scorpionoidea и семейству Scorpionidae (в широком понимании автора).

Ископаемые легочные скорпионы найдены в карбоне Северной Америки и Европы. Это, однако, не может быть свидетельством того, что современные скорпионы возникли на этих материках. Вполне возможно, что легочные скорпионы в докайнозойское время существовали и в Гондване. Находки вымерших видов явно современных родов в олигоценовых янтарях говорят о том, что в палеогене уже могла в общих чертах сложиться современная фауна скорпионов. Следует отметить, что условия образования янтарных инклюзов удовлетворяли в первую очередь формам, обитающим на деревьях (современные виды из родов *Centruroides* и *Tityis* действительно, часто являются арбориколами). Наземные палеогеновые скорпионы могли просто не попадать в янтари. В неогене, с появлением значительных по площади аридных территорий и с формированием истинной тропической биоты, произошли крупные модификации фауны - вымирание аборигенных таксонов и экспансия более прдвинутых форм, скорее всего Buthidae и Scorpionidae. Плейстоценовые покровные и локальные оледенения уничтожили фауну скорпионов высоких широт, а постплейстоценовое потепление обусловило продвижение некоторых продвинутых форм к северу и югу из ледниковых рефугиумов.

Замечания об экологической эволюции скорпионов

Выше отмечалось, что экологический оптимум скорпионов составляют теплый, от тропического до теплоумеренного, климат и наличие различного рода убежищ. Все скорпионы - сумеречные и ночные животные. Основные отличия в среде обитания обусловлены степенью влажности, в связи с чем главными экологическими комплексами скорпионов являются гумидный и аридный. Для обитателей аридных ландшафтов характерна короткая ночная активность, иногда лишь от 1 до 3 часов ночи - псаммофильные *Paruroctonus* (Калифорния), *Anomalobuthus* (Каракумы) и т.п. [Фет, 1980; Polis, Farley, 1980].

Экологические эквиваленты возникают у скорпионов в разных частях ареала на различной таксономической основе. Так, аридные формы есть во всех семействах (кроме Chaerilidae); целиком аридны Vaejovidae Нового Света. Преимущественно гумидными вляются Chactidae и Iuridae; исключительно гумидны, по-видимому,только Chaerilidae. Другой подход к выделению экологических группировок включает деление на литоральные, подстилочные, подземные, пещерные, наземные (т.е. скрывающиеся на день под камнями, в трещинах скал, в песке), норные и дендробионтные формы. Они будут вкратце рассмотрены ниже.

Литоральные (галофильные) формы экологически не специализированы; отсутствие

облигатных галофилов говорит об их вторичности, хотя ряд видов хорошо переносит и даже предпочитает условия береговой полосы.

Гумидные формы обитают, как правило, в подстилке - таковы Bothriuridae, Buthidae, очень многие Chactidae, некоторые Diplocentridae, Scorpionidae и Iuridae.

Пещерные формы делятся на троглобионтов, троглофилов и троглоксенов. Истинные троглобионты (из Chactidae и Diplocentridae) найдены только в Новом Свете. Ряд родов Chactidae регрессирует конвергентно, что приводит к потере пигментации, а также органов зрения (таковы *Typhlochactas*, *Troglotayosicus*, и особенно крупный, до 6 см длиной, скорпион *Alacran tartarus*, найденный на глубине 750-88 м в пещерах Оахаки, Мексика [Francke, 1982a]). Представители Bothrauridae, Iuridae и Scorpionidae из пещер неизвестны. В семействах Buthidae и Vaejovidae имеются как троглофилы, так и троглоксены; в пещерах Индонезии найдены Chaerilidae, вероятно, троглоксены. В Старом Свете к троглофилам относится также своеобразный *Belisarius kambeui* из Западных Пиренеев, совершенно лишенный не только глаз, но даже зрительных нервов [Valle et al., 1980]; однако, есть указания на то, что этот вид способен зарываться в почву на глубину до 50 см и, скорее, относится к подземным формам [Vachon, 1944; Auber, 1959].

Наземные формы представлены во всех семействах; все они обязательно используют различные укрытия. Экология их очень разнообразна; так, южноамериканские *Ananteris* и *Rhopalurus* предпочитают открытые биотопы (серрадос, каатингу, льянос), а некоторые *Tityus* и *Opisthacanthus* - облигатные термитофилы [Lourenco, 1984]. Аридные формы встречаются на всех типах почв, от песков до твердых глин (например, южноафриканский род *Opisthophthalmus*). Псаммофилы представлены в семействах Buthidae (многие роды, главным образом монотипические: *Anomalobutus*, *Buthiscus*, *Liobuthus*, *Pectinibuthus*, *Plesiobuthus*), Scorpionidae (*Urodacus*) и Vaejovidae (*Paruroctinus*). Адаптации к псаммофильному образу жизни (щетинки на лапках, рытье нор или закапывание в песок, способность двигаться в песке, короткая ночная активность), видимо, возникают везде in situ на основе древних, экологически иных, фаун скорпионов.

К норным формам относятся как виды, использующие чужие ноны, так и виды, роющие норы самостоятельно (*Hadrurus*, *Orthochirus*, *Parabuthus*). Уход в норы характерен для аридных скорпионов.

В тропиках, наряду с освоением подстилки, скорпионы заселяют стволы и кроны деревьев, т.е. являются дендробионтами. Охота на пустынной растительности (полынники) отмечена и у аридных видов рода *Mesobuthus* (наши данные).

Горные ландшафты населяют представители всех упомянутых жизненных форм. В высокогорья проникают лишь немногие виды из родов *Hottentotta*, *Chaerilus* и *Scorpiops* (Гималаи), а также некоторые Bothriuridae (Анды). В синантропных условиях встречаются многие группировки, кроме узкоспециализированных (пещерные, норные и псаммофилы). Наиболее "преадаптированы" к синантропизации формы, сохранившие подстилочный образ жизни, однако сюда проникают и древесные формы.

Общий план строения скорпионов, вышедших на сушу (предположительно в девоне) мало отличался от современных форм. Анцестральными признаками легочных скорпионов можно считать плохое зрение (в связи с редукцией латеральных фасеточных глаз, имевшихся у жаберных форм с силура по триас, но исчезнувших у наземных скорпионов уже в карбоне), а также наличие специфического токсина к ракообразным, обнаруженного в яде некоторых Buthidae [Юкельсон, Атакузиев, 1982]. Поскольку в силуре-девоне еще не было насекомых, палеозойские скорпионы вполне могли питаться крупными литоральными Cycloidea (Я.И.Старобогатов, личное сообщение). Яд возник у скорпионов, видимо, еще в силуре, судя по типичному строению ядовитого пузырька-тельсона у жаберных скорпионов. Обнаружение в яде бутид токсинов, избирательно действующих на ракообразных, насекомых и млекопитающих, может свидетельствовать в пользу прогрессивной эволюции ядов путем адаптации к преобладающим жертвам или врагам. Наиболее токсичным ядом обладают Buthidae. Прогрессивным приобретением следует считать способность некоторых видов к выбрызгиванию яда.

Древнейшей средой обитания скорпионов при выходе на сушу была, видимо, литораль;

литоральная жизненная форма "рекапитулируется" в подстилочной жизненной форме. С карбона эволюция легочных скорпионов протекала, видимо, в лесах субтропического типа. Подобный образ жизни свойственен многим бутидам, и в лесах они прогрессируют и ныне; найденные в карбоне легочные скорпионы по некоторым признакам напоминают современных Chaerilidae [Kjelleswig-Waering, 1986]. В.В.Жерихин [1978] указывает на возможность сохранения многих таксонов на протяжении мела в качестве реликтов, тогда как остальные гибли в ходе глобальной перестройки меловых экосистем. Вполне вероятно, что предки современных семейств (скорее всего Buthidae и Chaerilidae, имеющих ряд более примитивных признаков, чем прочие семейства) сохранились подобным образом, а в третичное время бутиды дали мощный эволюционный скачок, особенно в связи с аридизацией Старого Света. Истинно аридные формы скорпионов в карбоне-мелу вряд ли могли существовать. Таким образом, гумидные скорпионы, по-видимому, первичнее аридных; однако истинно тропические формы являются, скорее всего, неогеновыми производными палеогеновой гумидной фауны. Поскольку в тропиках Африки подстилочные формы (за исключением *Akentrobuthus*) отсутствуют, то древесные жизненные формы там, вероятно, первичны.

Суммируя сказанное, ход экологической эволюции скорпионов в общих чертах можно представить следующим образом (рис.4).

Скорпионы и антропогенный фактор

Роль человека в расселении скорпионов уже обсуждалась выше. Здесь следует остановиться на распространении широкоареальных форм. Под этим названием понимаются такие роды или виды, ареал которых занимают практически целый регион или даже несколько регионов. Большинство подобных таксонов относится к семейству Buthidae (роды *Ananteris*, *Babycurus*, *Buthacus*, *Buthus*, *Centruroides*, *Hottentotta*, *Isometrus*, *Leiurus*, *Lychas*, *Mesobuthus*, *Orthochirus*, *Parabuthus*, *Tityus* и *Uroplectes*) или Scorpionidae (роды *Heterometrus*, *Liocheles*, *Opisthacanthus*, *Pandinus* и *Scorpio*). Очень немного их в остальных семействах, а среди Iuridae широкораспространенные таксоны отстутствуют. Всего мы насчитываем 30 широкоареальных родов и около 45 таких видов. Большинство упомянутых родов - олиго- или политипические; в каждом роде обычно представлен один широкораспространенный вид, реже 2-3 но не более. Ареалы таких видов приближаются к родовым ареалам, а иногда и дублируют их. Широкораспространенные виды обладают как правило, и широкой экологической амплитудой; вероятно, процесс формообразования у них усилен за счет адаптаций к локальным условиям (такие виды, как правило, очень полиморфны). Благодаря экологической пластичности, подобные таксоны, распространяясь с человеком, могут не только занимать пустующие экологические ниши, но и вытеснять аборигенные виды. Сказанное не означает, что человек не может распространять другие виды; однако, закрепляться в новом местообитании способны лишь наиболее экологически пластичные формы. Это подтверждается известными фактами интродукции видов, входящих в состав таких широкоареальных родов, как *Euscorpius*, *Heterometrus*, *Isometrus*, *Liocheles*, *Lychas*, *Mesobuthus*, *Uroplectes*. Естественный ареал не всегда можно отличить от районов непреднамеренной интродукции вида; в этих случаях обитание вида в синантропных или близких условиях может служить косвенным указанием на факт интродукции (особенно в отдалении от центра многообразия рода).

На примере видов фауны СССР можно предполагать, что широкораспространенные виды имеют высокую численность [Бялыницкий-Бируля, 1917а, 1917б; Фет, 1980]. На это же косвенно указывают и работы, связанные с исследованием яда скорпионов. Токсикологическому изучению подвергнуты немногие виды, так как для добычи яда необходимы большие партии животных из одного района [Юкельсон, Атакузиев, 1982]. Анализ токсикологической литературы показывает, что в этом отношении исследовались виды из родов: *Androctonus*, *Buthus*, *Centruroides*, *Heterometrus*, *Hottentotta*, *Leiurus*, *Mesobuthus*, *Nebo*, *Orthochirus*, *Scorpio*, *Tityus* и других; некоторые из них входят в список широкораспространенных таксонов. Таким образом, практически любой из широкоареальных видов может быть использован для экспериментальных исследований, которые требуют

Водная среда
water medium
литораль
littoral
первичная
подстилка
primary litter
прогресс
progress
регресс
regress
аридизация
aridization
прогресс
progress
регресс
regress
прогресс
progress
гумидизация
humidization
регресс
regress
АРИДНЫЙ КОМПЛЕКС
ARID COMLEX
ГУМИДНЫЙ КОМПЛЕКС
HUMID COMLEX
ПЕЩЕРЫ
CAVES
ПЕЩЕРНЫЙ КОМЛЕКС
(древний)
CAVE COMPLEX
(ancient)
горы
(высокогорья)
(high)
mountains
вымирание
extinction
псаммофилы
psammophils
бархатные формы
barkhan-dwelling forms
норы, укрытия
holes, shelters
галофилы
halofiles
укрытия, норы
shelters, holes
подстилка
litter
верхний ярус
upper layer
антропогенный ландшафт
(синантропизация)
anthropogenic landscape
(synanthropization)
+
ПЕЩЕРЫ (новые)
CAVES (new)
горы (высокогорья)
(high) mountains

силур Silurian - - девон Devonian - карбон Carboniferous - мел Cretaceous - - - палеоген Palaeogene - - - - неоген Neogene - - - - - - - антропоген Anthropogene

Рис.4. Общая схема закономерностей экологической эволюции скорпионов.
Fig.4. General scheme of scorpion ecological evolution.

больших партий скорпионов. За счет широких ареалов и большой численности этих видов можно надеяться, что массовый отлов не приведет к их истреблению.

Итак, если узколокальные таксоны в процессе уничтожения человеком аборигенной биоты обречены на вымирание, то широкораспространенные, за счет своих экологических особенностей, смогут занимать окультуренные ландшафты и продолжать существование, являясь своего рода фондом для последующего формообразования.

Литература*

Бялыницкий-Бируля А.А. 1917а. Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные (Arachnoidea). Пг. Т.I: Скорпионы. Ч.I. XX+224 с.

Бялыницкий-Бируля А.А. 1917б. Членистобрюхие паукообразные Кавказского края. Ч.I. Скорпионы// Зап.Кавк.музея. Сер.А. Вып.5. С.I-253.

Дарлингтон Ф. 1966. Зоогеография. М.: Прогресс. 519 с.

Еськов К.Ю. 1984. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии// Фауногенез и филоценогенез. М.: Наука. С.24-91.

Жерихин В.В. 1978. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука. 200 с.

Разумовский С.М. 1971. О происхождении и возрасте тропических лавролистных флор// Бюлл.Главн.Бот.сада АН СССР. Т.82. С.43-51.

Симпсон Дж.Г. 1983. Великолепная изоляция: история млекопитающих Южной Америки. М.: Мир. 256 с.

Фет В.Я. 1980. К экологии скорпионов (Arachnida, Scorpiones) Юго-Восточных Каракумов// Энтомол.обозр. Т.59. Вып. 1. С.223-228.

Юкельсон Л.Я., Атакузиев Б.У. 1982. Яд скорпиона. Физиологически активные компоненты и механизм их действия// Транспорт ионов через биологические мембраны и механизм действия физиологически активных веществ. Ташкент. С.163-185.

Armas L.F.de. 1982. Algunos aspectes zoogeograficos de la escorpiofaun antillana//Poeyana. No.238. P.1-17.

Auber M. 1959. Observation sur le biotope et la biologie du scorpion aveugle: *Belisarius xambeui* E.Simon// Vie et milieu. Vol.10. No.2. P.160-167.

Francke O.F. 1974. Nota sobre los generos *Opisthacanthus* Peters y *Nepabellus* nom.nov. (Scorpionidae, Scorpionidae) e informe sobre el hallazgo de *O.lepturus* en la Isla del Coco, Costa Rica// Brenesia. No.4. P.31-35.

Francke O.F. 1977. Taxonomic observations on *Heteronebo* Pocock (Scorpionida, Diplocentridae)// J.Arachnol. Vol.4. No.2. P.95-113.

Francke O.F. 1978. Systematic revision of diplocentrid scorpions (Diplocentridae) from Circum-Caribbean lands// Spec.Publ.Mus.Texas Tech Univ. No.14. P.1-92.

Francke O.F. 1979. Additional record of *Heteronebo* from Abd-el-Kuri Island, P.D.R.Yemen (Scorpiones: Diplocentridae)// J.Arachnol. Vol.7. No.3. P.265.

Francke O.F. 1982a. Studies of the scorpion subfamilies Superstitioninae and Typhlochactinae, with descriptions of a new genus (Scorpiones, Chactoidea)// Bull.Assoc.Mexican Cave Stud. No.8. P.51-61.

Francke O.F. 1982b. Scorpiones//Synopsis and classification of living organisms. New York. P.73-75.

Francke O.F., Soleglal M.E. 1981. The family Iuridae Thorell (Arachnida, Scorpiones)// J.Arachnol. Vol.9. No.3. P.233-258.

Kjellesvig-Waering E.N. 1986. A restudy of the fossil Scorpionida of the world. Ithaca, New York. 287 p.

Koch L.E. 1977. The taxomony, geographic distribution and evolutional radiation of Australo-Papuan scorpions// Rec.West.Austral.Mus. Vol.5. No.2. P.81-367.

Kraepelin K. 1905. Die geographische Verbreitung der Skorpione// Zool.Jahrb. Bd.22. S.321-364.

Lamoral B.H., Reynders S.C.A. 1975. A catalogue of the scorpions described from the Ethiopian Faunal Region up to December 1973// Ann.Natal Mus. Vol.22. No.2. P.489-576.

Lourenco W.R. 1984. La biogeographie des Scorpions sud-americaines (problemes et perspectives)// Spixiana. Vol.7. No.1. P.11-18.

Newlands G. 1973. Zoogeographical factors involved in the trans-Atlantic dispersal pattern of the genus Opisthacanthus Peters// Ann. Transvaal Mus. Vol.28. No.7. P.97-98.

Newlands G. 1978. Arachnida//Biogeography and ecology of Southern Africa. The Hague. P.685-702.

Polis G.A., Farley R.D. 1980. Population biology of a desert scorpion's survivorship, microhabitat and the evolution of life history strategy// Ecology. Vol.61. No.3. P.620-629.

Schawaller W. 1982. Erstnachweis eines Skorpions in Dominikanischen Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Scorpionida)// Stuttgart.Beitr.Naturk. Ser.B. No.82. S.339.

Vachon M. 1944. Remarques sur le scorpion aveugle du Roussillon: *Belisarius xambeui* E.S.// Bull.Mus.nat.Hist.natur. Vol.1. No.5. P.298-305.

Vachon M. 1973(1974). Etudes des caracteres utilises pour classer les familles et les genres du Scorpions (Arachnida). I.// Bull.Mus.nat.Hist.natur. Ser.3. Vol.140 (Zool.104). P.857-958.

Valle A., Benedetti G., Vailati G. 1980. Osservazioni istologiche suglocchi degli scorpioni// Riv.Mus.Sci.Natur.Bergamo. Vol.4. P.67-74.

* При написании данной работы было использовано несколько сотен источников, преимущественно таксономических; дать здесь подробную библиографию не представляется возможным. В приводимый список включена только цитированная литература.